



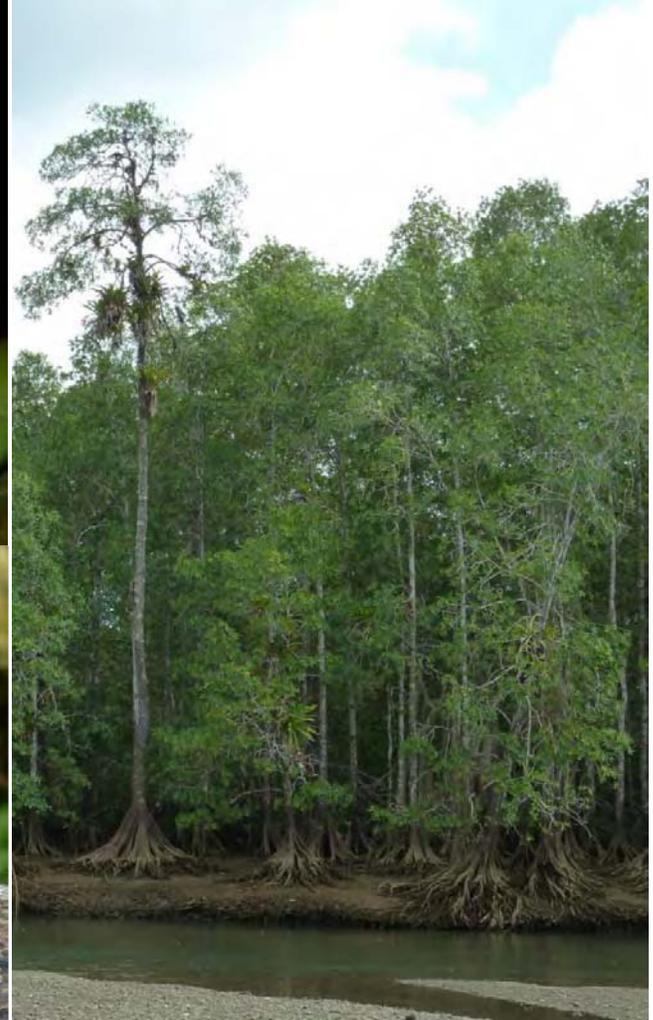
UNIVERSIDAD DE
COSTA RICA

Universidad de Costa Rica
Escuela de Biología



ESCUELA DE
BIOLOGÍA

Biología de Campo 2012



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

Biología de Campo 2012

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

Enero-Febrero 2012

Tabla de contenido

Presentación del curso	v
Lista de estudiantes participantes.....	vi
Lista de profesores invitados	vi
Asistente:.....	vi
Colaboradores:.....	vi
Fotografía de grupo	vii
Fotografía de participantes	viii
Trabajos Grupales realizados en Veragua	1
Efecto del ápice acuminado en el drenaje de las hojas de bosque tropical lluvioso en Costa Rica.....	3
Evaluación del impacto real de la tala selectiva causada por un Plan de Manejo Forestal en la estructura del bosque maduro en Rio Blanco, Limón, Costa Rica.	11
Función de las marañas en la telaraña de <i>Nephila clavipes</i> (Aranae: Nephilidae).....	20
Discriminan los patinadores (Gerridae y Veliidae) entre basura y presas a la hora de acechar objetos caídos al agua?	27
Función del jineteo en la hormiga zompopa <i>Atta cephalotes</i> (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae) en el Caribe Central de Costa Rica, América Central.....	32
Comportamiento de jinetes de <i>Atta cephalotes</i> (Hymenoptera: Formicidae) en un transecto lineal cerca de una entrada del nido	41
Efecto de factores abióticos en los patrones de actividad de cinco especies de dendrobátidos (Anura) en un bosque tropical.....	49
Las tiendas del murciélago <i>Vampyressa nymphaea</i> en <i>Carpotroche platyptera</i> (Salicaceae) disminuyen la herbivoría y la producción de frutos?.....	62
Trabajos Grupales realizados en Golfito	69
Fitoplancton de la bahía Golfito: diversidad y distribución según variables físico-químicas.....	71
Relación espacial de las comunidades de fauna bentónica de la planicie fangosa de Golfito, Golfo Dulce, Costa Rica	79
Cuantificación de la bioturbación en dos tipos de sustrato: lodo y arena.....	88
Detectabilidad de la rana <i>Craugastor stejnegerianus</i> (Anura: Craugastoridae) en una población monocromática y en una policromática, según el microhábitat, la experiencia y el aprendizaje de los depredadores	96
Trabajos grupales realizados en Rincón de Osa	105
Diversidad, abundancia y riqueza de macroinvertebrados bentónicos en tres tipos de sustrato marino en Golfo Dulce, Costa Rica	107
Función del dimorfismo floral en <i>Calliandra surinamensis</i> Benth. (Fabaceae: Mimosoideae).	115

Tasa de visitación de abejas a flores de la lengua de vaca <i>Conostegia subcrustulata</i> (Melastomataceae) según condición lumínica y función de la coloración de los frutos inmaduros	124
Trabajos individuales.....	135
Arquitectura funcional de la caña agria <i>Costus pulverulentus</i> C. Presl (Costaceae).....	137
Relaciones morfométricas por crecimiento ontogénico y régimen lumínico, en dos especies de árboles de bosque muy húmedo, Costa Rica	153
Variaciones en la densidad y morfología de venas en la planta <i>Conostegia subcrustulata</i> (Melastomataceae) provocadas por ambientes de luz y sombra.....	168
Variación floral en dos especies de <i>Passiflora</i> (Passifloraceae)	177
Presión de propágulos, herbivoría y polinización en una planta invasora <i>Pueraria phaseoloides</i> y una nativa <i>Centrosema molle</i> (Fabaceae) de un bosque tropical.....	186
Biología Floral y Ecología de la polinización de <i>Condaminea corymbosa</i> Ruiz & Pav. DC. (Rubiaceae), Rincón de Osa, Costa Rica	197
Restauración de bosques: la eficacia de las cercas vivas en la abundancia, riqueza y diversidad de especies en un sitio con dos diferentes grados de sucesión	209
Macroinvertebrados asociados a la parte interna de las raíces del mangle rojo (<i>Rhizophora mangle</i>), en el manglar de Rincón de Osa, Costa Rica.....	220
<i>Sphaeroma peruvianum</i> (Isopoda: Sphaeromatidae) en un manglar en Golfo Dulce, Costa Rica: su efecto sobre las ramificación en raíces de <i>Rhizophora mangle</i> (Rhizophoraceae)	230
Colonización de hojarasca por insectos acuáticos en una quebrada tropical: ¿qué sucede a corto plazo?.....	240
Carroña como recurso modelador de una comunidad de insectos necrófagos: efecto en la diversidad y su competencia.....	254
Relación entre la morfología y posicionamiento de los nidos de <i>Tapinoma inrectum</i> (Dolichoderinae: Formicidae) y las hojas usadas como sustrato de los nidos, en la Península de Osa, Costa Rica	270
Efecto de características físicas y ambientales de diferentes pozas de la quebrada Agua Buena, Rincón de Osa, en la estructura de la comunidad de peces.....	279
Caracterización, selección y distribución espacial del sitio reproductivo del pez <i>Cryptoheros sajica</i> (Perciformes: Cichlidae) en Rincón de Osa, Costa Rica.	290
Caracterización y posible función del canto de <i>Volatinia jacarina</i> (Emberizidae) y efecto del salto como despliegue visual.	302

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 undécima ocasión se desarrolla el curso. Sin embargo, diferente a otras ocasiones, esta fue la primera vez que el curso se desarrolla en tres lugares, Veragua de Limón y Golfito y Rincón de Osa de Puntarenas. El curso se realizó desde el 4 de enero hasta el 1 de febrero del 2012. El visitar tres lugares permitió que el curso tuviera mayor diversidad de temas, especies y ecosistemas para investigar. Esta diversidad permitió desarrollar proyectos dirigidos al ambiente terrestre como al dulceacuícola y marino.

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.

Este año en total hubo 15 estudiantes; 11 del bachillerato y dos de la licenciatura de la Escuela de Biología, además dos del Sistema de Estudios de Posgrado en Biología todos de la Universidad de Costa Rica. 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 la asistente. Parte del tiempo que se estuvo en Aguabuena de Rincón de Osa se dedicó al desarrollo de los proyectos individuales.

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 el incondicional apoyo para el curso. Los recursos necesarios para la estadía y alimentación fueron proveídos por la Escuela de Biología, la Vicerrectoría de Docencia y los estudiantes; el transporte fue proveído por la Sección de Transportes. A los profesores visitantes, que sin duda son los que hacen posible que los proyectos grupales e individuales tengan esta variada representación de grupos taxonómicos y que van mucho más allá de lo que los coordinadores y la asistente podrían desarrollar.

A todo el personal de la reserva Veragua Rainforest, en especial a José Andrés Salazar, quién motivó para que el curso visitara esta reserva y se encargó de casi toda la gestión para que eso fuera posible y al Lic. Daniel Torres, gerente de sitio en Veragua Rainforest quién se preocupó por que durante nuestra estadía tuvieras todas las comodidades para el desarrollo del curso. En el Recinto de Golfito, agradecemos a la directora M.Sc. Griselda Ugalde Salazar, al administrador Lic. Mario Chacón y al Coordinador de Investigación el Lic. Alexander Castillo, quienes ayudaron a coordinar nuestra estancia en el Recinto de Golfito y a todo el personal en el Recinto Golfito que hacen posible que el curso cuente con áreas para alojamiento, alimentación y trabajo, apropiadas para su buen desarrollo. Agradecemos también al M.Sc. Bernardo Aguilar González, director ejecutivo de la Fundación Neotrópica, quién hizo posible nuestra estancia en el el Centro de Estudios y Empoderamiento Comunal Dr. Alvaro Wille Trejos en Aguabuena de Rincón de Osa; aquí también agradecemos a Mireya, quien se encargó de la cocina en esta estación.

Lista de estudiantes participantes

Aldo Farah
Álvaro J. Picado Zúñiga
Andrés Beita Jiménez
Arlet Quirós Calvo
Darha Solano Ulate
Diego Ocampo
Elena Vásquez Céspedes
Esteban Brenes Mora
Jose Antonio Guzman Quesada
Karla María Conejo Barboza
Marianela Solís Del Valle
Raquel Bone Guzmán
Sebastián Alvarado Montero
Tito Isac Sancho Mejias
Viktoria Bogantes Aguilar

Lista de profesores invitados

Gilbert Barrantes
Daniel Briceño
Jorge Cortés
Alfredo Cascante
Eric Fuchs
Bernal Rodríguez
Jeffrey Sibaja
Monika Springer
Gerardo Umaña

Asistente:

Beatriz Willink

Colaboradores:

José Andrés Salazar Zúñiga
José Brenes Andrade
Wagner Chaves Acuña



Fotografía de grupo

Fotografía de participantes



Aldo Farah



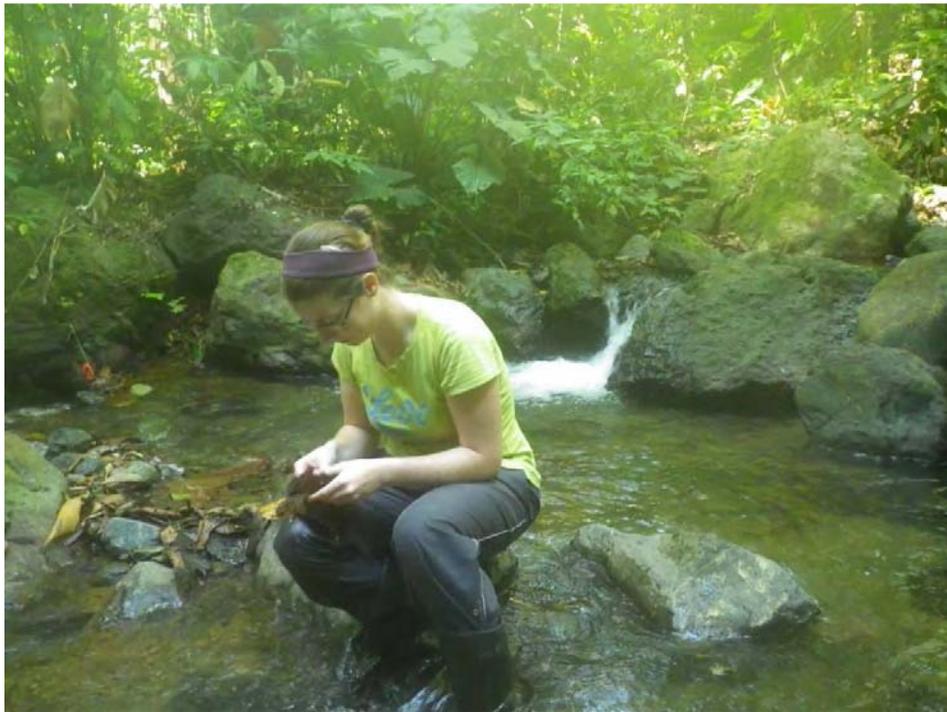
Álvaro



Andrés



Arlet



Darha



Diego



Elena



Esteban



Jose Antonio



Karla



Marianela



Raquel



Sebastián



Tito



Viktoria

Asistente



Beatriz



Trabajos Grupales realizados en Veragua

Efecto del ápice acuminado en el drenaje de las hojas de bosque tropical lluvioso en Costa Rica

Diego Ocampo

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; ocampov.diego@gmail.com

Coordinador: Gilbert Barrantes

Resumen: La humedad excesiva sobre la lamina foliar puede dificultar y mermar la capacidad fotosintética. El ápice acuminado de las hojas es una característica que se presenta como una adaptación importante para facilitar el drenaje. Por lo tanto este trabajo pretende observar el efecto del ápice en el drenaje. Se midió la capacidad de retener agua en la superficie foliar de 20 especies antes y después de remover el acumen, se comparó la diferencia en el efecto del ápice en el drenaje, entre hojas de sotobosque y dosel de 3 especies y se analizó la importancia relativa de éste según el estrato. Se esperaba que la presencia del acumen mejore el drenaje, y que tuviera un mayor efecto e importancia relativa en las hojas de sotobosque. Se observa una tendencia donde en la mayoría de especies se reduce la capacidad de drenaje al retirar el acumen. Contrario a lo esperado parece haber un mayor efecto de la presencia o ausencia del ápice en las hojas de dosel, sin embargo, puede haber un efecto por el tipo de recolección de las hojas de dosel, por lo que las muestras no serian correctamente comparables. Por último, las hojas de sotobosque muestran valores menores de la importancia relativa del acumen, por lo que el ápice parece tomar mayor importancia. Por lo tanto, se concluye que el ápice presenta un efecto positivo en el drenaje de las hojas, pero es importante tomar en cuenta las características únicas de cada especie para un análisis más concluyente.

Palabras clave: *Driptips*, Secado de hojas, Estratos de bosque, IRA, Drenaje.

Factores abióticos usualmente forman presiones selectivas que tienen algún efecto sobre las plantas, es así como el agua, el viento, etc. pueden afectar la forma y otras características en la vegetación (Nicoll & Ray 1996, Watt *et al.* 2005). Si un grupo de plantas se encuentran bajo la misma presión es posible que confluyan en la misma estrategia de respuesta y por consiguiente sean morfológicamente similares (Crawley 1997 en Farji-Brener *et al.* 2002). Por ejemplo, en los páramos, las condiciones climáticas y la falta de nutrientes favorece al desarrollo de hojas coriáceas (hojas pequeñas y duras) en un gran número de especies (Kessler 2006), características que le permiten reducir la pérdida de agua por transpiración y soportar la alta irradiación. En los bosques húmedos tropicales, muchas especies poseen hojas con acumen o ápice alargado en forma de "punta de gotero" o "driptips" (Leigh 1975), lo cual se ha considerado como una adaptación para facilitar el drenaje del agua de la superficie foliar.

Ya que un exceso de humedad sobre la superficie foliar tiene efectos negativos en la hoja, como la disminución de la tasa fotosintética por entorpecimiento del intercambio gaseoso o el aumento en la probabilidad de colonización de la superficie foliar por plantas epífilas y hongos (Dean & Smith 1978), los cuales disminuyen la cantidad de luz que llega al interior de la hoja. Parece muy importante tener la capacidad para deshacerse de forma rápida y efectiva de esta humedad excesiva, principalmente en hojas de láminas grandes, donde la retención de agua es mayor.

Si la presencia del ápice alargado es una adaptación importante para facilitar el drenaje de la superficie foliar, es de esperar que dicha característica se repita en numerosas especies que se encuentran bajo la misma presión de altas precipitaciones y debería cumplir la misma función y en escala similar en las diferentes plantas presentes en los bosques húmedos tropicales. Sin embargo, su efecto como facilitador del drenaje ha sido demostrado experimentalmente en pocas especies (Lightbody 1985, Burd 2007).

Físicamente este proceso de facilitar el desagüe de la hoja se debe al efecto de una punta alargada o “driptip”, que disminuye el área superficial de adhesión del agua, permitiendo la disminución del tamaño necesario para que una gota caiga al suelo. Este proceso también se ha relacionado como una adaptación a disminuir la erosión por efecto de la caída de gotas de agua grandes, en el suelo adyacente y circundante a la planta (Williamson *et al.* 1983).

Dado que las condiciones de humedad y desecación no son constantes en los diferentes estratos verticales del bosque (Smith 1973), el desarrollo del acumen en las hojas debería relacionarse con su ubicación dentro de la estructura vertical. Si se piensa en un corte vertical de un bosque tropical húmedo, existe un gradiente de condiciones climáticas entre los estratos superiores e inferiores (Steege & Cornelissen 1989). Las hojas que se encuentran en el dosel se secan más rápido que las que se encuentran en el sotobosque porque reciben mayor irradiación solar (Hollinger 1989), corrientes de aire más fuertes y están en un ambiente con menor humedad relativa. En consecuencia, si el acumen favorece el drenaje de la superficie foliar y éste es un carácter adaptativo, los acúmenes deberían estar menos desarrollados en los estratos superiores del bosque. Esta variación del tamaño relativo del acumen en el gradiente vertical del bosque ha sido observada en el bosque tropical lluvioso como una evidencia de la función adaptativa de las hojas acuminadas (Roth 1984, Farji-Brener *et al.* 2002). Además, esta característica se encuentra casi ausente en bosques secos y áridos, mientras que son muy frecuentes en los bosques húmedos tropicales (Kappelle & Leal 1996).

Es por esto que el objetivo del presente trabajo fue definir cuál es el efecto del ápice sobre el drenaje de las hojas. Para esto se prueba cual es el efecto de la presencia del acumen sobre la capacidad de drenar el agua de la superficie foliar en diferentes especies de plantas, además, si este efecto varía según el estrato de bosque en que se encuentre la hoja y si hay una variación en el desarrollo relativo del ápice entre los estratos. Se espera que la presencia del ápice aumente la capacidad de la hoja de drenar el agua de su superficie. Se espera que haya un mayor efecto de la presencia del ápice, en la capacidad de drenaje, en plántulas que en individuos adultos (de dosel) y por consiguiente, se espera que plántulas tengan el ápice relativamente más desarrollado que sus homónimas adultas.

Materiales y métodos

El trabajo se realizó en enero del 2012 en la reserva Veragua Rainforest, ubicada en Limón, Costa Rica (9°55' N, 83°11' W), un bosque tropical premontano bajo a ~400 msnm, con una precipitación promedio anual de aproximadamente 4000mm (Waylen *et al.* 1996). Para determinar la influencia del acumen sobre el drenaje del agua en la superficie foliar, se recolectaron al azar hojas de diferentes especies de plantas menores a 4 metros de altura. De cada planta se recolectaron cinco hojas, las cuales se llevaron al laboratorio. Se seleccionaron las hojas en buen estado, sin cortes ni hoyos, por lo que la muestra final fue

de una a tres hojas por especie, con las cuales realizamos el experimento. En total, se trabajaron 20 especies de plantas con hojas acuminadas que incluían diferentes formas de hojas y longitudes de ápices.

Cada hoja, luego de ser limpiada de restos sólidos y humedecer la superficie foliar, se le agregaron 5ml de agua en su parte axial con una jeringa. El agua fue depositada lenta y constantemente en un punto fijo de la base de la hoja. Las hojas fueron colocadas con una inclinación promedio de 30°, con lo cual el agua se dirigía naturalmente hacia su ápice. Se midió el volumen del agua drenada esperando hasta 10 segundos después de vertida el agua. Luego, a la misma hoja se le recortó el acumen con una tijera dejando su borde redondeado y repetimos el experimento. Cada hoja fue humedecida antes del primer tratamiento, para reducir el error de aplicar el segundo tratamiento sobre hojas ya mojadas. De esta forma pudimos cuantificar el efecto de la presencia del acumen sobre el drenaje del agua de la superficie foliar. Para los análisis estadísticos, el promedio del agua drenada fue comparado entre hojas con y sin acumen con una prueba de t-pareada, utilizando cada hoja como su propio control.

Para analizar al efecto del ápice según el estrato del bosque se utilizaron 3 especies de las cuales pudimos localizar e identificar plántulas (menos de 0.50 m), e individuos adultos (más de 15 m). Se recolectaron 5 hojas por especie, para 3 especies, a las cuales se les aplicó el experimento de drenaje del agua anteriormente descrito, las hojas provenientes de los individuos adultos fueron recogidas del suelo en las cercanías de la planta madre, procurando que estas hubiesen caído lo más recientemente posible. Estas se analizaron mediante un ANDEVA de dos vías para ver el efecto del estrato en cada especie.

Además, a cada hoja se le midió el largo, ancho (en el punto central de la lámina de la hoja), y el largo del acumen (a partir del punto de prolongación de la lamina foliar). A cada hoja se le estimó el área utilizando la fórmula $2/3$ del largo por el ancho. Aunque esta fórmula no estima el área de la hoja con exactitud y es muy generalizada, es útil para comparar en términos relativos áreas de diferentes tipos de hojas. Todo esto con el fin de calcular la importancia relativa del acumen (IRA) y comparar entre especies. El IRA es la relación del área foliar dividida entre la longitud del acumen, en donde valores más grandes del IRA implican una menor importancia relativa del acumen. Se utilizó el IRA promedio por especie y por estadio, para comparar el desarrollo relativo del acumen, los cuales fueron analizados mediante una prueba t-student.

Resultados

La presencia del acumen facilitó e incrementó la capacidad de drenaje en la mayoría de las especies analizadas en el experimento, a pesar que en 7 especies parece no haber diferencia de la cantidad de agua recuperada con o sin ápice, se observa una tendencia general y un efecto significativo de la presencia del ápice. La cantidad de agua retenida en la superficie foliar fue menor cuando las hojas tenían acumen que cuando este fue removido ($F = 2.49$; $gl = 39$; $p = 0.0005$; Fig. 1), esto si se aplica un ANDEVA con la morfoespecie y el acumen como predictores, se observa que ambas variables son significativas, mas no así su interacción (Cuadro 1). Además se analizaron tres especies de árboles de dosel, las cuales era posible reconocer las respectivas plántulas (*Otova sp.*, *Virola sp.* y *Hura crepitans*) y al analizar el efecto del acumen sobre la diferencia de la cantidad del agua drenada en plántulas y adultos, no se observa una diferencia significativa ($F=1.5410$; $p =$

0.4108; Fig. 2). Dos de las tres especies (*Otova sp.* y *H.crepitans*) presentaron cambios significativos en la relación área foliar / longitud del acumen entre los diferentes estadios de desarrollo. En estas especies el acumen disminuyó en importancia relativa, al presentar mayores valores del IRA en individuos adultos, en comparación con las plántulas (Cuadro 2).

Discusión

Debido a que la presencia del ápice significa un mejor desempeño en el drenaje del agua en la superficie foliar para la mayoría de las especies estudiadas y que este se observa relativamente más desarrollado en los individuos que se encuentran en el estrato bajo del bosque, esto al comparar plántulas y adultos de especies de dosel (Farji-Brener *et al.* 2002). Al comparar la diferencia en el drenaje de las hojas, por efecto de presencia o ausencia del ápice, en hojas de sotobosque y dosel, el patrón es contrario a lo esperado, para dos de las especies analizadas hay mayor diferencia en el drenaje de hojas de dosel (Fig. 2:). Como esta diferencia no es significativa no se puede sacar conclusiones al respecto. Existe la posibilidad de que cada planta presente un acumen con diferentes funciones o importancia en el drenaje de agua, por lo que resulta necesario aumentar tanto el tamaño de muestra, como el número de especies estudiadas para observar los patrones generales.

Independientemente de que las especies analizadas diferían en sus características foliares como forma y textura, la capacidad de las hojas de drenar agua incrementó de forma significativa con la presencia del acumen (Fig. 1, Cuadro 1), sin embargo esto no se puede asegurar para todas las especies, ya que en algunas no se ve claramente este efecto por posibles diferencias entre las características de las especies. Mantener una capa de agua en la superficie de las hojas puede ser desventajoso para las plantas. La acumulación del agua sobre la superficie foliar por sí sola, puede incrementar la probabilidad de infección por patógenos y alterar el intercambio gaseoso de la hoja, disminuyendo la tasa de crecimiento de la planta. De igual forma una capa de agua sobre la lamina foliar refleja gran cantidad de la luz que incide sobre la hoja (Lightbody 1985). Sin embargo, las evidencias no muestran una relación directa entre el efecto del ápice acuminado y la disminución substancial de la cobertura de epífilas (Ivey & DeSilva 2001, Burd 2007). 1

Por otra parte, el mayor desarrollo relativo del acumen encontrado en los estratos bajos del bosque, donde la humedad es mayor, apoya la idea de que esta estructura tiene como valor adaptativo facilitar el drenaje de la superficie foliar (Farji-Brener *et al.* 2002). En los estratos superiores del bosque las hojas están expuestas a mayor irradiación solar, vientos más fuertes y menor humedad relativa (Kull & Soelsepp 1995). Estas características facilitan el secado de las hojas luego de una lluvia, por lo cual el desarrollo del acumen en los estratos superiores del bosque no sería funcionalmente tan importante como en los estratos inferiores. Sin embargo, para apoyar aún más esta hipótesis parece necesario entender, mediante mediciones, como es realmente la dinámica del agua en el sotobosque. Si la presencia de un estrato superior o de cubierta aumenta la cantidad de agua que cae sobre el follaje por drenaje de las hojas del dosel o si estas más bien tienen un efecto de paraguas que dirige el agua hacia otros sitios, por ejemplo, que una gran cantidad del agua precipitada llegue hasta el suelo por el tronco de los árboles superiores, lo que disminuiría la cantidad de agua sobre las hojas de los estratos inferiores. Además, hay que tomar en cuenta otros factores físicos de la hoja que intervienen en este proceso, como la inclinación y la textura de la hoja, los cuales no fueron tomados en cuenta para este trabajo.

Por último, la mayor diferencia de la capacidad de drenaje por efecto del acumen, en hojas de dosel, parece ser contradictorio a lo esperado. Si el ápice de verdad es una estructura diseñada para facilitar un secado rápido de la hoja, y hojas en estratos bajos del bosque se encuentran bajo mayor presión de este factor, es de esperar que la falta de esta estructura desencadene una disminución notable en la capacidad de drenaje. Sin embargo, es importante tomar en cuenta que las hojas de dosel, utilizadas para este análisis, fueron recogidas del suelo. Una vez que se inicia la degradación de las hojas al caer, las propiedades físicas de la hoja como textura, dureza, la cutícula cerosa, etc. no son las mismas que presentan las hojas en su estado natural, aun vivas (Babbar & Ewel 1989). Por lo que se recomienda para futuros experimentos realizar estas comparaciones con hojas frescas y así disminuir este efecto.

Aunque se recomienda aumentar tanto el tamaño de muestra como el número de especies, para un estudio más completo y concluyente, este estudio demuestra experimentalmente que la presencia del acumen merma la cantidad de agua retenida en la superficie foliar, para la mayoría de las especies estudiadas. Para algunas especies, el desarrollo del acumen (IRA), es más importante en los estratos del bosque en donde el secado de la hoja es más lento. Por lo que se concluye que el ápice es una estructura que facilita el secado de las hojas bajo condiciones críticas de humedad, como los son los bosques húmedos tropicales. Sin embargo, este puede no ser el único medio para este fin, la simple presencia o desarrollo del ápice acuminado no significa una mejora significativa en el secado de las hojas. Es necesario analizar las condiciones físicas y químicas específicas de las hojas de cada especie, inclusive a lo largo del crecimiento ontogénico y en gradientes de humedad, para observar como varía el ápice en relación al drenaje de las hojas.

Agradecimientos

Al profesor Gilbert Barrantes por su apoyo durante todo el trabajo, al grupo de estudiantes que ayudo en la toma de muestras y mediciones.

Bibliografía

- Babbar L. I. & J. J. Ewel. 1989. Descomposicion del follaje en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. *Biotropica* 21: 20-29.
- Burd, M. 2007. Adaptive function of drip tips: a test of the epiphyll hypothesis in *Psychotria marginata* and *Faramea occidentalis* (Rubiaceae). *Journal of Tropical Ecology* 23: 449-455.
- Dean, J. & A. Smith. 1978. Behavioral and morphological adaptations of a tropical plant to high rainfall. *Biotropica* 10: 152-154.
- Farji-Brener, A. G., O. Valverde, L. Paolini, M. D. La Torre, E. Quintero, E. Bonaccorso, L. Arnedo & R. Villalobos. 2002. The function of leaf drip tips and their vertical distribution in a tropical rain forest in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 50:561-567.
- Hollinger, D. Y. 1989. Canopy organization and foliage photosynthetic capacity in a broad-leaved evergreen montane forest. *Functional Ecology* 1: 53-62.
- Ivey, C. & N. DeSilva. 2001. A test of the function of drip tips. *Biotropica* 33: 188-191.

- Kapelle, M. & M. Leal. 1996. Changes in leaf morphology and foliar status along a successional gradient in Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Biotropica* 28: 331-344.
- Kessler, M. 2006. Bosques de *Polylepis*. En : M. Moraes R., B. Øllgaard, L. P. Kvist, F. Borchsenius & H. Balslev (Eds) *Botánica Económica de los Andes Centrales*. pp 110-120. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.
- Kull, O., A. Aan & T. Soelsepp. 1995. Light interception, nitrogen and leaf mass distribution in a multilayer plant community. *Functional Ecology* 9: 589-595.
- Leigh, E.G. 1975. Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 67-86.
- Lightbody, J.P. 1985. Distribution of leaf shapes of *Piper* sp. in a tropical cloud forest: evidence for the role of drip-tips. *Biotropica* 17: 339-342.
- Nicoll, B. & D. Ray. 1996. Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. *Tree Physiology* 16: 891-898.
- Roth, I. 1984. Stratification of Tropical Forests as Seen in Leaf Structure. Dr. W. Junk, The Hague, Holanda. 345 p.
- Smith, A. P. 1973. Stratification of temperature and tropical forests. *The American Naturalist* 107: 671-683.
- Steege, H. & J. H. C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331-339.
- Watt, M.S., J. R. Moore & B. McKinlay. 2005. The influence of wind on branch characteristics of *Pinus radiata*. *Trees* 19: 58-65.
- Waylen, P. R., M. E. Quesada & C. N. Caviedes. 1996. Temporal and spatial variability of annual precipitation in Costa Rica and the southern oscillation. *International Journal of Climatology* 16: 173-193.
- Williamson, G., A. Romero, J. Armstrong, T. Gush, A. Hruska, P. Klass & J. Thompson. 1983. Driptips, drop size and leaf drying. *Biotropica* 15: 232-234.

Cuadros y figuras

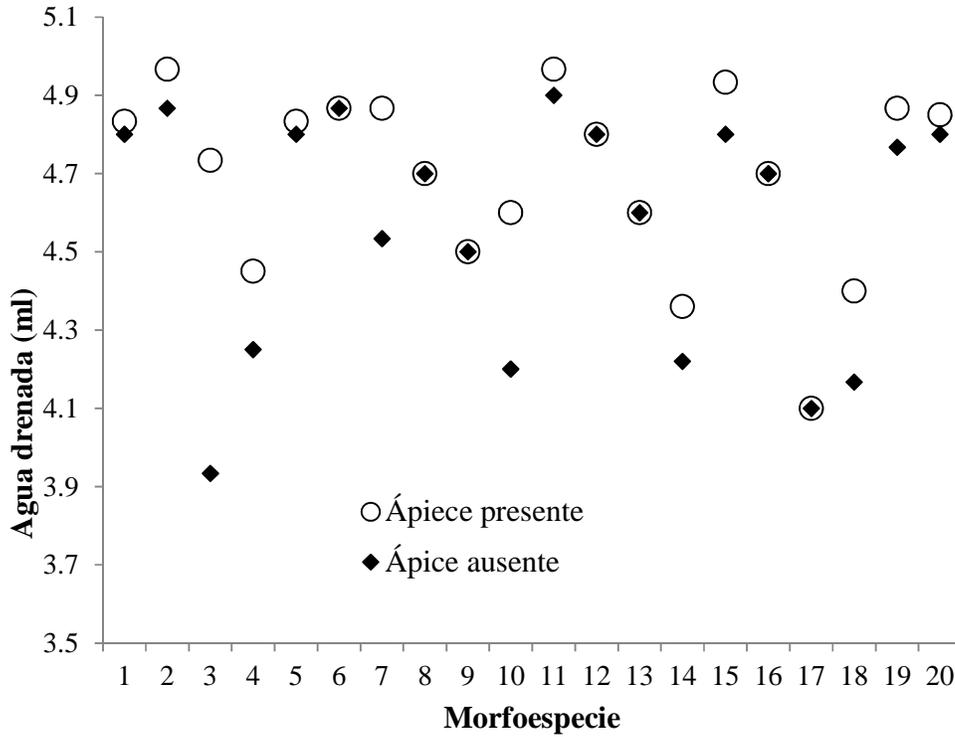


Fig. 1: Promedio de la cantidad de agua drenada de la superficie de las hojas antes y después de retirar el acumen (\pm EE), para 20 morfoespecies de sotobosque.

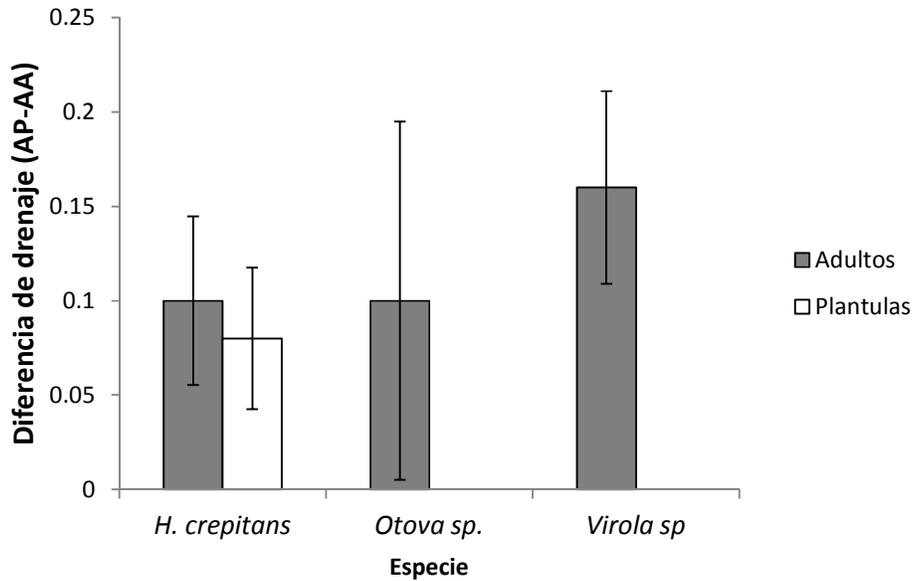


Fig. 2: Promedio (\pm EE) de la diferencia de la cantidad de agua drenada (AP-AA= ápice presente – ápice ausente) en hojas de tres especies de árboles en individuos adultos y plántulas.

Cuadro 1. Parámetros del modelo de regresión lineal entre las hojas de 20 morfoespecies y según la presencia o ausencia del ápice.

Volumen drenado	Df	SS	F	p
Morfoespecie	19	6.122	4.141	<0.0001*
Ápice	1	0.381	4.896	0.03*
Morf * Ápi	19	0.971	0.657	0.85

Cuadro 2. Razón entre el área foliar y la longitud del ápice (IRA) en tres especies de árboles de dosel en estadios plántula y adulto. Los valores son promedios (\pm EE) de cinco hojas por especie en cada estadio de desarrollo.

Especie/ Edad	Plántula	Adulto	p(T-student)
<i>H. crepitans</i>	20.69 \pm 1.48	42.55 \pm 4.54	0.002*
<i>Otoba sp.</i>	41.13 \pm 2.18	197.27 \pm 59.44	0.03*
<i>Virola sp</i>	141.31 \pm 42.38	133.41 \pm 28.61	0.88

Evaluación del impacto real de la tala selectiva causada por un Plan de Manejo Forestal en la estructura del bosque maduro en Rio Blanco, Limón, Costa Rica.

Álvaro J. Picado Zúñiga

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, ajvirus0582@gmail.com

Coordinadores: Jorge Lobo y Eduardo Chacón

Resumen: En Costa Rica los Planes de Manejo Forestal han sido una manera legal de extraer la madera de los bosques. Sin embargo, la legalidad de esta actividad no ha garantizado la conservación de la biodiversidad y de los servicios ambientales que brindan nuestros bosques. En este trabajo se realizó una evaluación de campo de un Plan de Manejo Forestal ubicado en Matama de Limón con el fin de evaluar el impacto real de la tala selectiva sobre el suelo, árboles de diámetros menores y plantas remanentes. Se encontraron en las parcelas 294 individuos con DAP mayor a 10 cm. De estas, se logró identificar 34 familias, 174 a género y/o especie, 18 individuos sólo a familia y 102 no se lograron identificar del todo. Se confeccionaron mapas de trocha y del área de corta del Plan de Manejo y se obtuvo registro fotográfico de los daños causados al suelo. Se encontró diferencia en la proporción de individuos dañados y sin daño respecto al total general entre las parcelas madreadas y las parcelas control. Se encontró que la cantidad de árboles afectados por categoría diamétrica es mayor en parcelas madreadas y con mas diferencia en la categoría 10-20 cm DAP. También se encontró que las parcelas madreadas presentan un área basal menor que las parcelas control.

Palabras clave: Deforestación, Tala Ilegal, Plan de Manejo Forestal, Erosión, Madera.

La extracción selectiva de madera es una actividad de carácter económica la cual se ha realizado en miles de hectáreas en Costa Rica (Barrantes et al 1999). Con esta actividad se pretende tener un flujo continuo de madera, producida por los bosques con un impacto bajo sobre la biodiversidad y el ambiente. No obstante se ha comprobado que la tasa de regeneración de los bosques es mucho menor que la necesaria para que se restablezcan los ecosistemas (De Wasseige & Defourny 2004). Las características de esta extracción selectiva depende de la topografía del terreno, del precio actual de la madera que está siendo extraída, del stock de biomasa de árboles disponibles y de cuál es el grado de mecanización de la actividad (Asner et al, 2004, Chopra & Kumar 2004, Sabogal & Nasi 2005). Los planes de manejo forestal (extracciones selectivas de madera) han tenido mala fiscalización por parte del estado costarricense lo que vuelve más vulnerables de sobreexplotación nuestros bosques tropicales (Ferroukhi & Aguilar 2003). Esta actividad no impacta únicamente la zona de corta, si no que se impactan grandes zonas por la construcción de caminos para la extracción y cuya superficie pueden durar hasta 80 años para recuperar el área basal de árboles y aún no tener la misma riqueza de especies que las zonas aledañas (Guariguata & Dupuy 1997)

Los daños causados por la tala selectiva van desde daños al suelo hasta la posible pérdida de biodiversidad. Lobo et al (2007) demostraron que para dos especies arbóreas *Caryocar costaricense* y *Peltogyne purpurea* presentes en la Península de Osa, su tala selectiva les redujo su capacidad de reclutamiento por intervalos de diámetro, además de reducir las existencias de semillas y plántulas. Es importante notar que estas especies tienen poblaciones restringidas, cuyo mayor reservorio genético son estos bosques, por lo que esta actividad pone en peligro la continuidad de estas especies.

Uno de los mayores problemas que se han presentado con los Planes de Manejo Forestal en Costa Rica han sido la corrupción y la falta de control y fiscalización de que la reglamentación existente en la ley forestal se cumpla (Barrantes et al 1999, Campos et al 2007). Por ejemplo, se comprobó que en los Planes de Manejo Forestal aprobados en la península de Osa en el periodo de 1997-1999 el 51,2 % de estos carecían de inventario forestal, sólo un 48,8% contaban con un mapa base de aprovechamiento aceptable, sólo por nombrar algunos de los varios requerimientos indispensables por ley que son pasados por alto (Barrantes et al 1999).

En este trabajo se realizó una evaluación de campo de un Plan de Manejo Forestal ubicado en una finca en el distrito de Matama de Limón con el fin de evaluar la tasa de daño y mortalidad de plantas leñosas de dosel y sotobosque por categoría diamétrica y comprobar si la categoría diamétrica menor es la que presenta más daño debido a ser más vulnerables al daño mecánico. Con el fin de medir el daño causado al bosque se realizó una estimación del área total impactada por el plan de manejo incluyendo caminos. También quisimos comprobar si la extracción selectiva causa un afecto en el número de individuos que se encuentran normalmente en cada categoría diamétrica y si hay o no un cambio en el área basal del bosque en terrenos madereados. Lo anterior para tratar de cuantificar de mejor manera los daños causados por los Planes de Manejo Forestal para que puedan ser tomados en cuenta por los responsables de crear y hacer cumplir las leyes.

Materiales y Métodos

Este trabajo se realizó del 8 al 10 de Enero de 2012, en una finca privada colindante con la finca de Veragua Rainforest Research and Adventure Park, Río Blanco, Limón, Costa Rica. Con la ayuda de GPS y ArcView se realizó un mapa de contorno del área total impactada por el madereo incluyendo los caminos de extracción.

Se llevó a cabo un recorrido a lo largo de la zona de extracción y las trochas de transporte de las tucas para localizar y cuantificar las bases de los troncos con raíces intactas que quedan en el campo después de la corta. Se trazaron 9 parcelas de 50m x 16m, de las cuales 6 fueron en terreno madereado y 3 en bosque adyacente no madereado (controles). En estas parcelas se buscaron y midieron todos los árboles con DAP > 10 cm y en todos los casos se identificaron las especies al menor nivel taxonómico posible.

Todos los árboles encontrados en el sitio de estudio se agruparon en una de tres categorías diamétricas para su análisis: 10-20 cm, 20-40 cm y >40 cm. Se realizó un χ^2 de heterogeneidad para probar si existen diferencias en las proporciones de arboles sin daño y dañados respecto al total general entre el terreno madereado y las parcelas control. Mediante una prueba de χ^2 de independencia se probó si existen diferencias en la proporción de individuos afectados (dañados + muertos) sin contar cortados, entre las parcelas madereadas y las parcelas control. Para probar si existen diferencias en el área basal que presenta el terreno madereado respecto a las parcelas control se realizó una prueba t de student de una cola, la igualdad de varianzas se probó con una prueba F.

Resultados

El área total estimada de la trocha hecha para el arrastre de las tucas fue de 1.8 ha con un largo total de 1.3 km (Fig. 1) en la cual se encontraron 12 tocones correspondientes a los árboles cortados para hacer la trocha. La zona de extracción de madera, ubicada al

final de la trocha, tuvo un área de 0.41 ha en la cual se extrajeron 11 árboles en total. Esta área de extracción está atravesada por una quebrada como se muestra en el mapa (Fig. 2).

Se encontraron en total en las parcelas 294 individuos con DAP mayor a 10 cm, de los cuales 174 se lograron identificar a género o especie (Cuadro 1), 18 individuos sólo a familia y 102 no se lograron identificar del todo (Cuadro 2). La especie identificada más abundante fue *Iriartea deltoidea* con cuarenta y seis individuos, seguida de *Inga* sp con dieciséis individuos y de *Carapa nicaraguensis* con 7 individuos (Cuadro 1).

Se encontraron diferencias significativas en la proporción de individuos sin daño y dañados respecto al total general para parcelas madereadas y parcelas control, siendo la proporción de individuos dañados mayor en parcelas madereadas y la proporción de individuos sin daño mayor en parcelas control (Fig.3). Al analizar el porcentaje de individuos dañados respecto al total en cada categoría diamétrica mediante un χ^2 de independencia se encontró que el porcentaje de individuos afectados por categoría diamétrica es mayor en el terreno madereado que en las parcelas control ($\chi^2=6.62$; $gl=2$; $p=0.036$). En la Fig. 4 podemos ver como el porcentaje de individuos afectados es mayor para el terreno madereado en todas las categorías diamétricas, pero con más diferencia en la categoría 10-20 cm DAP. Se encontró que las parcelas en terreno madereado presentan un menor área basal de árboles en pie que la de las parcelas control ($t= -2,2$; $gl= 7$; $p=0.031$) (Fig. 5).

Discusión

En los mapas realizados en este trabajo podemos notar que el área de la trocha hecha para el arrastre y transporte de las tucas con camiones es mucho mayor que el área de extracción al final de la trocha, esto hace que la cantidad de terreno impactado aumente considerablemente. La creación de estas trochas por los tractores y la remoción de la tierra por el arrastre de las tucas, hacen que la superficie quede a la disposición de la erosión por lluvia (Asner et al, 2004). Esta erosión afecta la dinámica de los ríos que drenan los terrenos deforestados además tiene impacto directo sobre las costas cuando llegan al mar. Causan sedimentación en el fondo marino y en muchos casos erosión de las orillas costeras (Addad & Martins-Neto 2000).

El resultado obtenido al comparar la proporción de individuos sin daño y dañados respecto al total general entre parcelas madereadas y parcelas control concuerda con nuestra hipótesis de que la extracción selectiva no solo afecta a los árboles talados si no que también afecta grandemente a la flora remanente en terreno madereado. De ahí que la proporción de dañados sea mayor en terreno madereado y la proporción de individuos sin daños sea mayor en las parcelas control.

Como pudimos comprobar mediante el χ^2 de independencia, existe un número proporcionalmente mayor de individuos afectados (dañados + muertos) en el terreno madereado que en las parcelas control y esta proporción de afectados es especialmente mayor en la categoría de DAP más pequeña. Esto se explica porque los árboles con diámetros pequeños son más propensos a quebrarse cuando un árbol talado los golpea en su caída. En la Fig. 4 podemos ver que para las parcelas control el porcentaje de árboles afectados aumenta conforme aumenta la talla de la categoría. Esto porque los árboles más grandes son los árboles viejos que ya han tenido más tiempo para sufrir daños por distintas razones. Al contrario en el terreno madereado vemos como el porcentaje de individuos

afectados aumenta al disminuir la talla de la categoría esto por el efecto del daño mecánico que sufren los árboles pequeños.

Al comparar el promedio de área basal entre terreno madereado y parcelas control, éste presentó diferencias estadísticas (prueba t). Esto es que en el terreno madereado el promedio de área basal de árboles en pie es menor. Esto se debe a que en terreno madereado quedan mucho menos árboles y además más pequeños que en terreno no madereado.

En este trabajo no se realizó evaluación del daño causado a otros organismos que viven en el bosque aunque la afectación de estos es inevitable en los Planes de Manejo forestal. En cuanto a esto, según Ochoa (2000) las modificaciones que generan los sistemas de manejo forestal utilizados en Venezuela condicionan una reducción en la riqueza taxonómica de las comunidades evaluadas, se incrementan las abundancias relativas de especies que utilizan eficientemente los recursos en ambientes secundarios como generalistas semiarbóricolas y la extinción local de aquellos taxa más sensibles como arbóricolas estrictos y especialistas tróficos dependientes de los recursos disponibles en hábitats no perturbados.

Bibliografía

- Addad J. & M. A. Martins-Neto. 2000. Deforestation and Coastal Erosion: A Case from East Brazil. *Journal of Coastal Research* 16: 423-431.
- Asner, G. P., M. Keller, R. Pereira, Jr. J. C. Zweede & J. N. M. Silva. 2004. Canopy Damage and Recovery after Selective Logging in Amazonia: Field and Satellite Studies. *Ecological Applications* 14: 280-298.
- Barrantes G., Q. Jiménez, J. Lobo, T. Maldonado, M. Quesada & R. Quesada. 1999. Evaluación de los planes de manejo forestal autorizados en el período 1997-1999 en la península de Osa. Cumplimiento de normas técnicas, ambientales e impacto sobre el bosque natural, 1-96 pp. *In* Informe para Fundación Neotropica, Costa Rica.
- Campos, J. J., M. Camacho, R. Villalobos, C. M. Rodríguez & M. Gómez. 2007. La tala ilegal en Costa Rica: Un análisis para la discusión. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE; Departamento de Recursos Naturales y Ambiente, Turrialba, Costa Rica.
- Chopra, K. & P. Kumar. 2004. Forest biodiversity and timber extraction: an analysis of the interaction of market and non-market mechanisms. *Ecological Economics* 49: 135-148.
- De Wasseige C. & P. Defourny. 2004. Remote sensing of selective logging impact for tropical forest management. *Forest Ecology and Management* 188: 161-173.
- Ferroukhi, L & A. Aguilar. 2003. Avances y desafíos de la gestión forestal municipal en Costa Rica 179-212 p. *In* L. Ferroukhi, editor. La gestión forestal municipal en América Latina. International Development Research Centre (Canadá), Center for International Forestry Research. National Library of Indonesia Cataloging. Bogor, Indonesia.

- Guariguata M. R. & J. M. Dupuy. 1997. Forest Regeneration in Abandoned Logging Roads in Lowland Costa Rica. *Biotropica* 29: 15-28.
- Lobo, J., G. Barrantes, M. Castillo, R. Quesada, T. Maldonado, E. J. Fuchs, S. Solís & M. Quesada. 2007. Effects of selective logging on the abundance, regeneration and short-term survival of *Caryocar costaricense* (Caryocaceae) and *Peltogyne purpurea* (Caesalpinaceae), two endemic timber species of southern Central America. *Forest Ecology and Management* 245: 88–95
- Ochoa, J. 2000. Efectos de la extracción de maderas sobre la diversidad de mamíferos pequeños en bosques de tierras bajas de la Guayana Venezolana. *Biotropica* 32: 146-164.
- Sabogal, C. & R. Nasi. 2005. Restoring Overlogged Tropical Forests. *In* S. Mansourian, D. Vallauri & N. Dudley, editores. *Forest Restoration in Landscapes: Beyond Planting Trees*. Springer Science+Business Media, Inc. United State of America.

Cuadros y figuras

Cuadro 1. Composición y abundancia de especies identificadas ordenadas por familia encontradas en el sitio de la extracción de madera, Río Blanco, Limón, Costa Rica. Nota: los números entre paréntesis representan la cantidad de individuos encontrados, si no aparece número es porque sólo se encontró un individuo.

Familia	Nombre
Actinidaceae	Saurauria sp
Anacardiaceae	Spondias mombin (2)
Annonaceae	Guateria sp
Arecaceae	Euterpe precatória, Iriartea deltoidea (46), Socratea exorrhiza (3)
Boraginaceae	Cordia sp (4)
Burseraceae	Protium sp
Caricaceae	Jacaratia costaricensis
Cecropiaceae	Cecropia sp, Coussapoa sp, Pourouma sp
Chrysobalanaceae	Pterocarpus sp (4)
Clusiaceae	Garcinia sp (3), Calophyllum brasiliense, Marila pluricostata
Combretaceae	Terminalia sp
Euphorbiaceae	Hyeronima sp, Sapium sp
Fabaceae	Calliandra sp (2), Inga sp (16), Lecointea amazonica (4), Lonchocarpus sp (3)
Humiriaceae	Vantanea barbourii
Icacinaceae	Calatola costarricensis
Malvaceae	Apeiba sp (3) Hampea appendiculata (6), Mortoniodendron sp Ochroma pyramidale, Pachira aquatica (2), Quararibea cordata (5), Quararibea obliquifolia (2), Sterculia recordiana (3), Theobroma sp
Melasomataceae	Miconia sp (2)
Meliaceae	Carapa nicaraguensis (7), Cedrella odorata, Guarea pteroraquis, Ruagea glabra, Trichilia sp (3)
Moraceae	Brosimum sp (4), Ficus sp (2), Naucleopsis naga (2), Pseudolmedia sp
Myristicaceae	Otoba novogranatensis (3), Parathesis sp (2)
Ocnaceae	Heisteria sp
Rhamnaceae	Colubrina spinosa (5)
Rhizophoraceae	Cassipourea ellipitica sp
Rubiaceae	Chimarrhis latifolia, Genipa americana (2)
Sapindaceae	Cupania sp (2)
Sapotaceae	Pouteria sp (2)
Thymelaceae	Daphnopsis sp
Verbenaceae	Vitex cooperi (3)
Vochysiaceae	Vochysia sp

Cuadro 2. Composición y abundancia de especies identificadas sólo a familia o sin identificación, ordenadas por familia, encontradas en el sitio de la extracción de madera, Río Blanco, Limón, Costa Rica. *Núm. ind. no ident.= número de individuos no identificados

Familia	*Núm. ind. no ident.	Familia	Núm. ind. no ident.
Anonaceae	1	Rubiaceae	7
Arecaceae	1	Sapindaceae	1
Euphorbiaceae	1	Sapotaceae	1
Fabaceae	1	Violaceae	1
Lauraceae	2	Indeterminado	102
Monimiaceae	1	-	-
Moraceae	1	Total	120

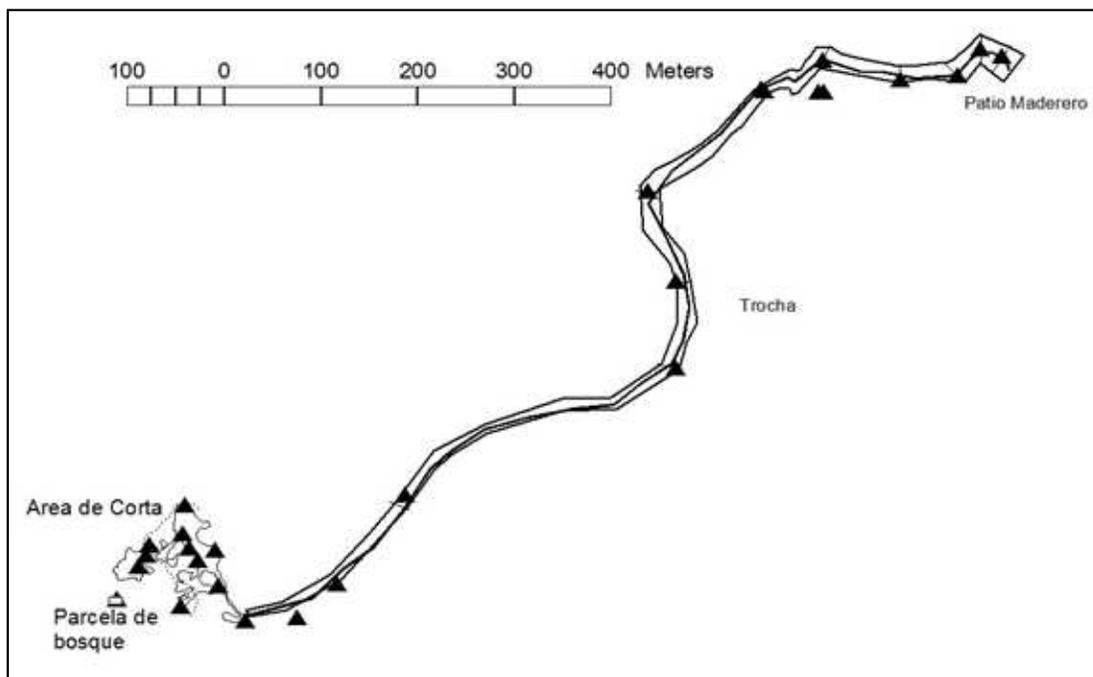


Fig. 1: Mapa de la trocha y la zona de extracción realizado con GPS y ArcView. Área de la trocha 1.8 ha; largo 1.3 km. Los puntos que aparecen representan los tocones encontrados.

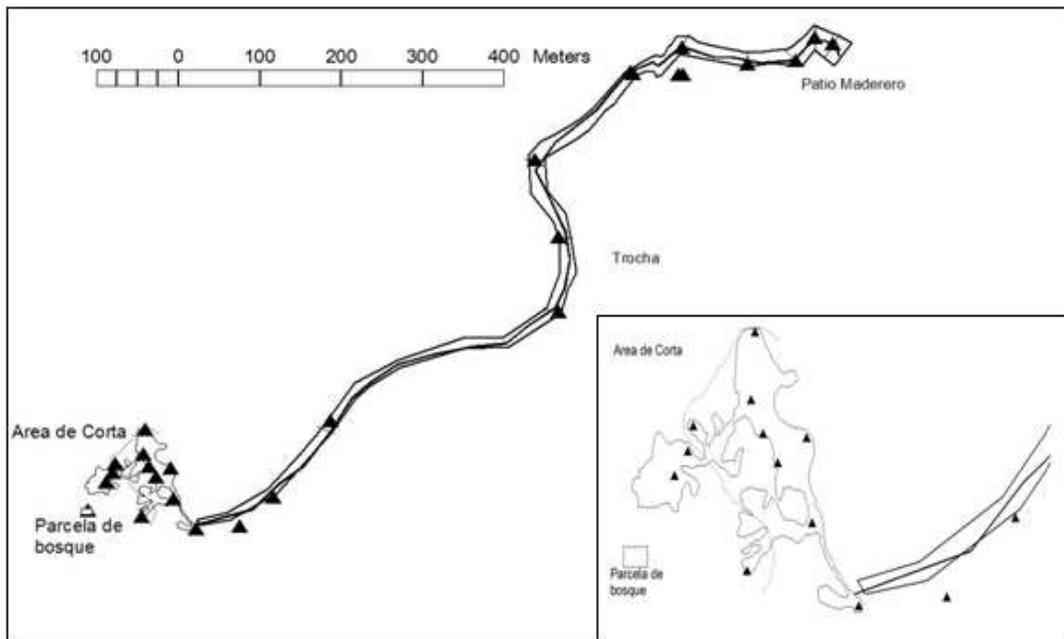


Fig. 2: Mapa de contorno del área de extracción el final de la trocha, superficie total 0.41 ha con 11 árboles cortados. En el recuadro aparece el mapa de la Fig. 1:

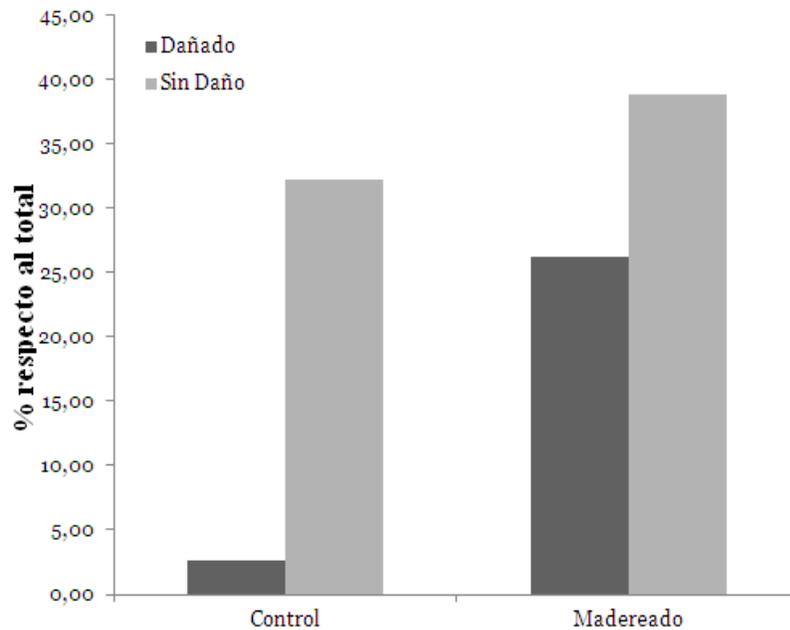


Fig. 3: Porcentaje de árboles sin daño y dañados por condición madereado y no madereado (control) con relación al total general de árboles. Se encontró que la cantidad de árboles dañados en el terreno madereado representan un porcentaje mayor respecto al total general que los dañados en las parcelas control ($X^2= 11.8$; $gl=1$; $p= 0,00059$).

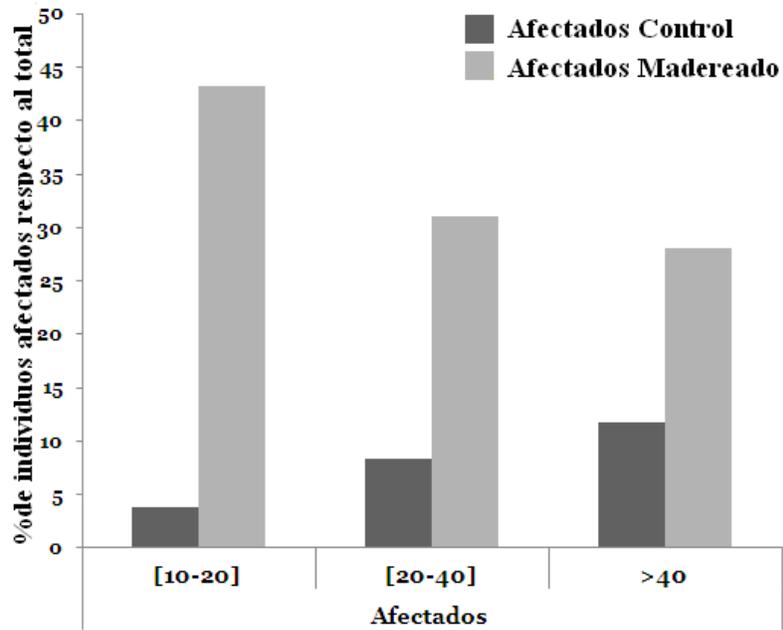


Fig. 4: Porcentaje de individuos afectados (dañados + muertos) respecto al total de la categoría diamétrica para terreno maderado y no maderado (control). Se encontró que el porcentaje de individuos afectados por categoría diamétrica es mayor en las parcelas maderadas que en las parcelas control ($X^2=6.62$; $gl=2$; $p=0.036$).

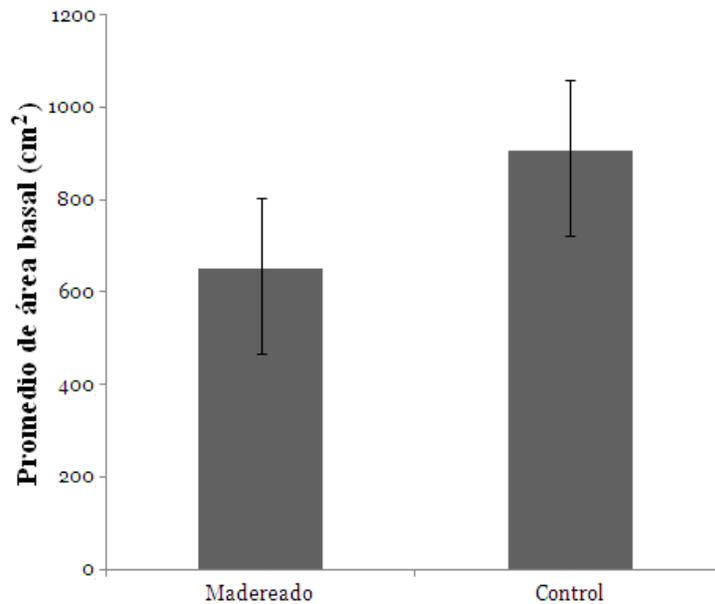


Fig. 5: Promedio del área basal del total de árboles sanos por parcela. Se encontró que el promedio de área basal en las parcelas maderadas disminuyó con respecto a al terreno no maderado ($t= -2,2$; $gl= 7$; $p=0.031$).

Función de las marañas en la telaraña de *Nephila clavipes* (Aranae: Nephilidae)

Karla Conejo-Barboza

Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica; kalinabarboza@gmail.com

Coordinador: Gilbert Barrantes

Resumen: La modificación de las telas orbiculares está relacionada principalmente con el tamaño de la araña y también con la vulnerabilidad de la araña con respecto a sus depredadores. Una de estas modificaciones es la construcción de marañas de hilos frente a la tela, la cual se ha propuesto tiene la función de servir como barreras de protección en las primeras etapas de desarrollo. Con el objetivo de probar la validez de esta función y la de que las marañas brindan cierta estabilidad a las telas, se midieron las dimensiones de 11 telarañas y las marañas que construye *Nephila clavipes* en diferentes estadios, así como el cefalotórax de cada una de las arañas. Se obtuvo que conforme aumenta el tamaño de la araña también aumenta el área de la tela, el grosor promedio de los hilos de anclaje y la cantidad de hilos ventrales que conectan las marañas con la tela principal. Además conforme aumenta el tamaño de la tela lo hace también la maraña dorsal. Aunque los datos no son muy claros, se especula que la maraña dorsal puede tener una función protectora, al cubrir el cuerpo de la araña aún cuando esta es adulta y la maraña ventral como una estructura que brinda estabilidad, ya que los hilos de soporte aumentan conforme el tamaño de la telaraña.

Palabras clave: Telaraña orbicular, maraña, protección, estabilidad.

Las telas que construyen las arañas les brindan protección y resultan ser efectivas para la obtención de presas. La arquitectura de las telas está relacionada con cambios en los hábitos alimenticios y las diferentes estrategias de defensa que tengan sus constructoras. Esta relación ha sido mayormente estudiada en arañas que construyen telas orbiculares (Robinson & Robinson 1978, Eberhard 1985, Lubin 1986). Estas arañas principalmente modifican sus telas para disminuir el riesgo de depredación (Higgins 1992). Una de estas modificaciones es la construcción de una o dos marañas (fragmentos de tela más pequeños) frente y/o detrás de la tela principal (Robinson & Mirick 1971, Lubin 1975, Higgins 1992). Hasta ahora, sólo se ha descrito la construcción de estas marañas en cinco familias: Uloboridae, Mysmenidae, Nephilidae, Tetragnathidae y Araneidae (Triana *et al.* 2011).

Existen varias hipótesis acerca de la verdadera función de las marañas en las telas orbiculares. Una de ellas es que funciona como una barrera de protección contra depredadores (Comstock 1912, Robinson & Robinson 1973, Higgins 1992) ó parásitos voladores (Robinson & Robinson 1973). Según Hingston (1992) pueden evitar el escape de presas grandes o sirven como soporte a la tela (Lubin 1975). Recientemente, Triana *et al.* (2011), concluyen que en el caso de los juveniles de *Leucauge argyra* (Tetragnatidae), las marañas brindan estabilidad a la tela, sin embargo, sólo Higgins (1992) brinda pruebas concretas en cuanto a la función anti-depredador de las marañas, mientras que, no se han explorado otras posibles funciones en esta especie.

La araña *Nephila clavipes* es una especie principalmente estudiada por presentar un dimorfismo sexual muy marcado en las hembras, que son más grandes que los machos (Coddington *et al.* 1997), pero aun hoy, se sabe poco sobre su historia natural (Moore 1977) y sus telas (com. pers. Gilbert Barrantes). Esta especie presenta una telaraña de tipo

orbicular y presenta, generalmente, dos marañas colocadas una a cada lado de la tela principal (Robinson & Mirick 1971). El objetivo de este estudio, es determinar cuál de las funciones descritas anteriormente son las que cumplen las marañas que construye *N. clavipes* sobre sus telas y si ambas cumplen la misma función o no. Si las marañas o una de ellas, sirve como una estructura estabilizadora, se espera que los puntos de apoyo entre la tela y la maraña cambien conforme el área de la tela también lo haga, para poder brindarle soporte a la estructura y evitar que sufra daños por viento o por los movimientos de una presa (Triana *et al.* 2011). Por otro lado, si cumpliera una función de protección, se esperaría que el tamaño de la maraña se modifique según el estadio de desarrollo de su constructora.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio: El trabajo se realizó el 8 de enero del 2012, en la reserva privada "Veragua Rain Forest", en los alrededores de sus instalaciones (exhibiciones, comedor, cabinas y recepción). Esta reserva está ubicada en las Brisas de Veragua, Río Blanco, provincia de Limón, Costa Rica (09°59'27" N; 83°07'56" O; aprox. 420 msnm). Además, cuenta con 1300 hectáreas entre bosque secundario y en regeneración y presenta un clima típico de un Bosque tropical lluvioso (www.veraguarainforest.com).

Recolección de datos: Se buscaron individuos de *N. clavipes* en diversos estados de desarrollo (adultos y juveniles), diferenciados únicamente por su tamaño; se trabajó solo con aquellos cuya telaraña y ambas marañas se encontraran en buen estado para facilitar las mediciones. Las marañas se nombraron según la orientación del cuerpo del individuo. La maraña dorsal, es la que estaba frente al lado dorsal de la araña y la ventral frente al lado ventral. Luego, se anotó si la maraña estaba expuesta o si tenía vegetación alrededor o si estaba frente a una pared.

Tomando como punto de referencia el centro de la tela, a cada una de ellas se les midió el ancho y el largo total, con una cinta métrica. Para calcular el área total de la tela se usó la fórmula del área de un óvalo ($2.09 (2\pi/3) * \text{largo} * \text{ancho}$). Se contaron también, los hilos de anclaje y se recolectó uno de ellos pegándolo a un portaobjetos y sujetándolo con un pedazo de cinta adhesiva en los extremos. Luego se calculó un promedio del grosor de cada hilo con la escala (en micrómetros) del lente de un microscopio a un aumento de 40X. Por la compleja estructura tridimensional de las marañas y lo mucho que variaban en cuanto a forma, se intentó estandarizar las medidas de las mismas, midiendo largo y ancho totales, a partir del centro de cada una de ellas. Además se contaron los hilos que unían la maraña con la tela y se clasificaron en dos categorías: laterales, aquellos unidos a los lados de la tela principal y medios los que estaban unidos a las partes internas de la tela. Por último, se le tomó una fotografía al cuerpo de la araña en posición ventral para obtener una imagen del cefalotórax (medida de tamaño en arañas) y se utilizó como escala una regla de metal de 15 cm (fig. 1).

Análisis de los datos: Se hicieron regresiones lineales simples para probar si existen relaciones entre el tamaño de la telaraña y su constructora, además entre el grosor de los hilos de anclaje con el área total de la tela. Por último, si existía una relación entre el tamaño de cada una de las marañas con el tamaño de la tela principal. Cuando se realizaron estas últimas regresiones (maraña vrs tela) se calculó una proporción de tamaño por medio de la suma del largo y el ancho para cada una de las estructuras, ya que ambas marañas

presentaron siempre formas tridimensionales no planas ni geométricas, así que se necesitaba estandarizar las medidas de ambas formas y lograr que ambas fueran comparables.

Cada una de las fotografías se importó al programa de análisis de imágenes Image Tool (<http://www.digitalimagetool.com>), para calcular la medida del largo del cefalotórax como se muestra en la figura 1. Con esto se obtuvo una medida precisa del tamaño de la araña.

Resultados

En total se midieron 11 telas, de las cuales una de ellas no tenía maraña ventral y otra no tenía ambas. Según lo visto en el campo, la forma de ambas marañas fue siempre diferentes entre ellas y cuando se comparaba entre telas; también varió la exposición o no de ellas. Sin embargo ni el largo ($U=47$, $n_1=10$, $n_2=10$, $p=0.85$) ni el ancho ($U=46$, $n_1=10$, $n_2=10$, $p=0.79$) entre las marañas dorsal y ventral son estadísticamente diferente. La mayoría de la veces las marañas ventrales siempre estaban expuestas y cuatro de las diez marañas dorsales que se midieron estaban orientadas hacia la vegetación (Cuadro 1).

El área total de la tela, sin tomar en cuenta las marañas, aumenta con el tamaño de la araña ($R^2= 0.82$, $F_{1,9}= 80.93$, $p<0.05$, Fig. 2). De igual modo, conforme el área de la tela es mayor, los hilos de anclaje de la tela son en promedio más gruesos ($R^2= 0.51$, $F_{1,9}= 9.07$, $p<0.05$, Fig. 3). El número de "hilos ventrales", que comunican las marañas con la tela principal, aumenta cuando las telas tienen un área mayor ($R^2= 0.51$, $F_{1,9}= 7.52$, $p<0.05$, Fig. 4). Por último, se encontró relación entre el tamaño de la maraña dorsal y el tamaño de la tela, esta maraña aumenta su tamaño conforme la tela es más grande ($R^2= 0.76$, $F_{1,8}= 28.94$, $p<0.05$, Fig. 5).

Discusión

Según Eberhard (2008), la telaraña se va modificando según el grado de desarrollo (instar) que presente la araña. En este trabajo se comprobó una relación directa entre el tamaño de la araña (la araña crece generalmente con cada instar) y el área de su tela. Por lo tanto es de esperarse que al aumentar tanto el tamaño de la araña como el de la tela, aumente también el peso y para que este sea compensado los hilos de anclaje de la tela deben ser más gruesos y así evitar romperse por la presión de dicho peso. Del mismo modo, la maraña deberá tener una mayor cantidad de hilos ventrales que la comuniquen con la tela principal.

Higgins (1992) encontró, que en *Nephila clavipes* la densidad y el tamaño proporcional de la maraña decrece conforme aumenta el tamaño de la araña debido a una reducción en el riesgo de depredación. Sin embargo, este estudio ocurrió todo lo contrario. Además de que las arañas más grandes poseían ambas marañas, la maraña dorsal más bien aumenta con el tamaño de la tela y por ende con el de la araña.

Por lo tanto, la funcionalidad de la maraña dorsal podría ser brindar protección a la araña, ya que generalmente tapan la parte dorsal de su cuerpo lo que dificultaría el ataque de un depredador o de alguna basura que rompiera la tela. Por último, con los datos obtenidos no se puede asegurar que exista una relación entre la maraña ventral con la tela ni con el tamaño de la araña, así que es posible que tenga otra función que no se evaluó en el

estudio, como por ejemplo, el servir de barrera contra objetos que pueda ocasionar daños a la tela (basura).

Agradecimientos

Se agradece principalmente al coordinador del proyecto Gilbert Barrantes por su ayuda en el proceso de realización tanto del trabajo de campo como en la elaboración de manuscrito. A los coordinadores del curso, especialmente a Eduardo Chacón por sus comentarios y ayuda. También a mis compañeros de grupo, Victoria Bogantes, Andrés Beita, Arlet Quirós y Jose Antonio Guzmán. Finalmente, gracias, a la Reserva Privada Veragua Rain Forest por su atención y soporte durante nuestra estancia.

Bibliografía

- Coddington, J., G. Hormiga & N. Scharff. 1997. Giant female or dwarf male spiders?. *Nature* 385: 687-688
- Comstock, J. 1912. *The Spider Book*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, New York.
- Eberhard, W. 1985. The "saw-toothed" orb-web of *Eustala* sp. (Araneae, Araneidae) with a discussion of ontogenetic changes in spiders' web-building behavior. *Psyche*. 92:105-117.
- Higgins, L. 1992. Developmental changes in barrier web structure under different levels of predation risk in *Nephila clavipes* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Insect Behavior* 5:635-655.
- Lubin, Y. 1975. Stabilimenta and barrier webs in the orb webs of *Argiope argentata* (Araneae: Araneidae) on Daphne and Santa Cruz Islands, Galapagos. *Journal of Arachnology* 2:119-126.
- Lubin, Y. 1986. Web building and prey capture in the Uloboridae. pp. 132-171. *In* Shear, W. A. (ed.), *Spiders. Webs, Behavior and Evolution*. Stanford University Press. Stanford, CA.
- Moore, C. 1977. The cycle, habitat and variation in selected web parameters in the spider, *Nephila clavipes* Koch (Araneidae). *American Midland Naturalist* 98: 95-108.
- Robinson, B. & M. Robinson. 1978. Developmental studies of *Argiope argentata* (Fabricius) and *Argiope aemula* (Walckenaer). pp. 31-40. *In* Merrett, P. (ed.), *Arachnology, Symposia of the Zoological Society of London*. London. No. 42.
- Robinson, M. & B. Robinson. 1973. Ecology and behavior of the giant wood spider *Nephila maculata* (Fabricius) in New Guinea. *Smithsonian Contributions to Zoology* 149:1-76.
- Robinson, M. H., & Mirick, H. (1971). The predatory behavior of the golden-web spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae). *Psyche* 78: 123-139.
- Triana, E., G. Barrantes, E. Cuyckens & A. Camacho. 2011. Function of the upper tangle in webs of young *Leucauge argyra* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Arachnology* 39:519-522.

Cuadros y Figuras

Cuadro 1. Condición (expuesta o no) de cada una de las marañas, dorsales y ventrales, de la tela de *Nephila clavipes*.

	Maraña dorsal	Maraña ventral
Expuesta	6	9
No expuesta	4	
Suma	10	9



Fig. 1 Imagen tomada a cada uno de los individuos de *Nephila clavipes*, para calcular el largo del cefalotórax por medio del programa de análisis de imágenes Image Tool (<http://www.digitalimagetool.com>).

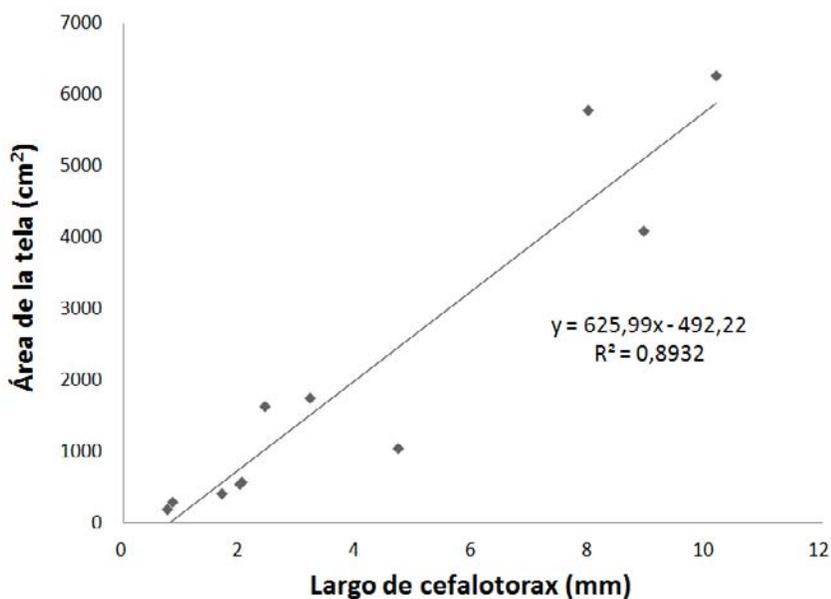


Fig. 2: Relación del área de la tela orbicular de *Nephila clavipes* con el tamaño de la araña que la construye.

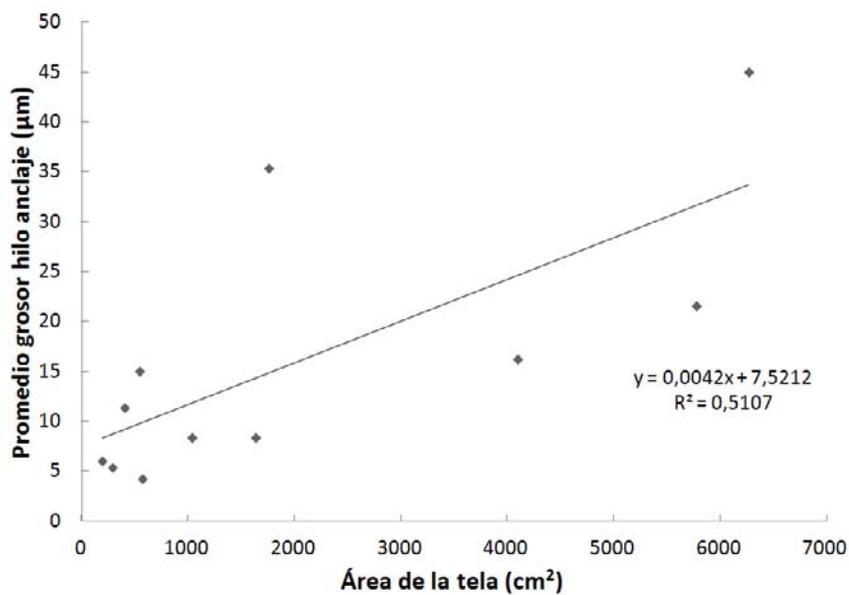


Fig. 3: Relación entre el área de la tela orbicular de *Nephila clavipes* y el grosor promedio de los hilos de anclaje.

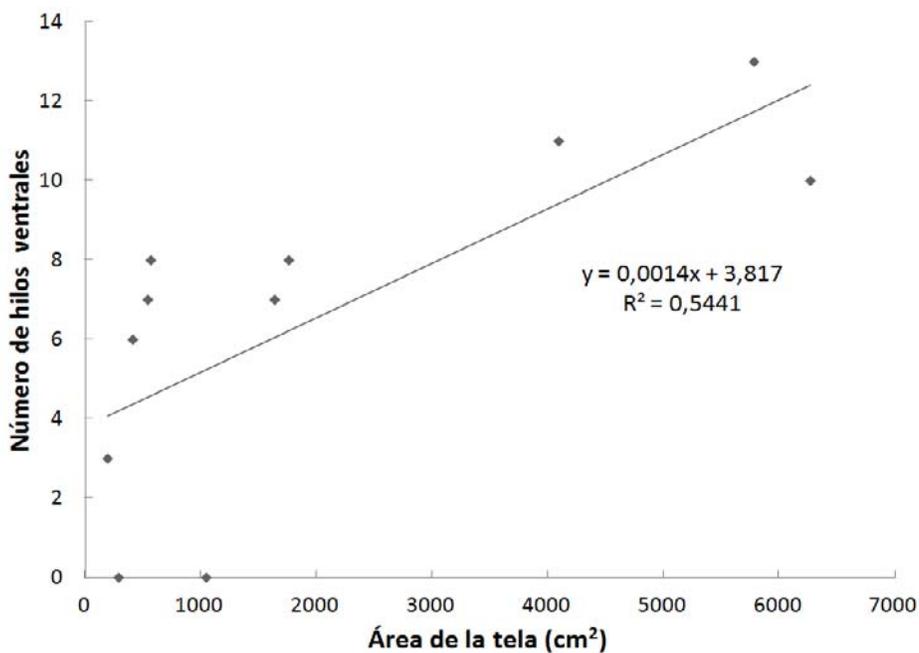


Fig. 4: Relación entre el área de la tela orbicular de *Nephila clavipes* y el número de hilos ventrales de la maraña hacia la tela.

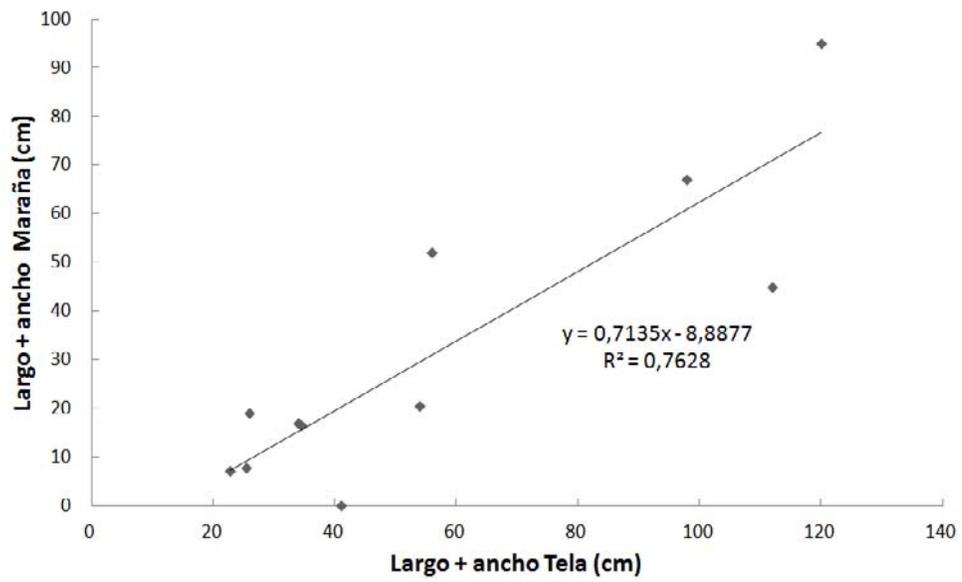


Fig. 5: Relación entre el tamaño de la tela orbicular de *Nephila clavipes* y el tamaño de su maraña dorsal.

Discriminan los patinadores (Gerridae y Veliidae) entre basura y presas a la hora de acechar objetos caídos al agua?¹

Esteban Brenes-Mora

Coordinadora: Monika Springer

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; ebrenes18@gmail.com

Los insectos acuáticos que habitan ambientes de aguas tranquilas como remansos de ríos, quebradas, pozas o pantanos dependen de alimento que viene del entorno que los rodea (Andersen 1982). Entre estos se encuentran los patinadores (Gerromorpha) que se deslizan por la superficie del agua soportados por la tensión superficial en busca de alimento (Bowden 1978; Polhemus 1984). Las especies de este grupo han sufrido una modificación que les impide caminar en tierra firme pero que les permite una mejor movilidad acuática (Andersen 1982). En este orden de patinadores se encuentran las familias Gerridae y Veliidae.

Los guerridos y velidos se alimentan de carroña, insectos acuáticos que emergen a la superficie o insectos voladores que caen al agua (Polhemus 1984; Sih *et al.* 1990); se ha encontrado que pueden ser caníbales (Cárcamo y Spence 1994). Estos detectan a sus presas por alteraciones en la superficie del agua que causa ondas superficiales y esto es apoyado en algunos casos por su visión (Jackson y Walls 1998).

Los sitios en los que habitan los patinadores se encuentran rodeados de plantas y otros posibles objetos que pueden caer al agua y al estar estos a merced de lo que caiga podrían verse afectados por eso. Este trabajo tiene como objetivo determinar si el tipo de objeto que cae (presa o basura) y su tamaño afecta la visitación que recibe por parte de guerridos y velidos. También se pretende determinar si los comportamientos de respuesta varían con los mismos factores.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó el mes de enero del 2012 en la reserva Veragua Rainforest, en Limón, Costa Rica. La reserva se encuentra a 9°55' N y 83°11' O, aproximadamente a 420 msnm con características de bosque lluvioso premontano (Holdridge 1957). Durante los días de toma de datos se mantuvo un tiempo entre parcialmente nublado y soleado, sin precipitaciones.

Se seleccionaron seis pequeñas pozas con características similares a lo largo de una quebrada. A cada poza se le midió con una cinta métrica el largo y ancho mayores para estimar un área superficial. Para determinar la velocidad de la corriente superficial se utilizó un trozo de hoja de un árbol al que se colocaba en el agua y se medía el tiempo que duraba en recorrer 30cm; cada medición se realizó tres veces y se obtuvo un promedio. Se contabilizó el total de individuos presentes de hemípteros acuáticos de las familias Guerridae y Veliidae (Fig.1).

Para determinar si el tipo de objeto y el tamaño afectan la reacción de los hemípteros se clasificaron los objetos lanzados por tamaño y tipo de objeto. Para el tamaño se clasificaron como grande a los objetos con un largo mayor al cuerpo del chinche (cabeza,

¹ Este trabajo se presenta tal y como el estudiante lo presentó en una versión sin corrección debido a que nunca presentó una corrección de la revisión.

torax y abdomen), aproximadamente 6mm, y pequeños a los de largo menor a este, aproximadamente 3mm. Se utilizó como basura trozos de hojas y ramas. Las presas grandes fueron polillas y hormigas arrieras de casta obrera y las pequeñas consistieron en jinetes de *Atta cephalotes* y termitas obreras. No se encontró efecto del insecto usado como presa en ninguno de los tamaños; el material de la basura lanzada tampoco tuvo efecto por lo que se generaron cuatro categorías: presa grande, presa pequeña, basura grande y basura pequeña (Cuadro 1).

Se observó la reacción de los guerridos y velidos después de dejar caer un objeto desde una altura de 50cm desde la superficie del agua y se tomando datos de la respuesta sobre este por 10 segundos continuos desde el momento en que tocaba la superficie del agua. Se realizo un conteo del número de visitas (contactos) al objeto. Se registraron otros comportamientos agresivos y que categorizaron en: secuestro (el objeto es sujetado por un individuo y desplazado) y pelea (interacción entre dos o más individuos con el objeto en medio).

Para determinar la preferencia de los hemípteros por alguna de las categorías de objetos caídos se realizo un ANDEVA entre el número de visitas y la categoría de objeto. Se realizo otro ANDEVA entre cada poza muestreada y la velocidad de corriente de estas para determinar si existían diferencias entre replicas. Se dividió el número de visitas entre la densidad de individuos de cada poza con el fin de corregir la diferencia en abundancia de individuos por poza por la densidad local. Se realizo una prueba de probabilidad exacta de Fisher para probar la independencia de las respuestas con los tipos y tamaños de objetos; esto debido al tamaño pequeño de muestra. Para ver el efecto de las categorías de objetos dentro de cada comportamiento se utilizaron Pruebas de Independencia G. Todos los análisis se realizaron utilizando Statistica 7 (StatSoft. Inc. 2004).

Resultados

En total en las 6 pozas se contaron en 153 individuos de las familias Guerridae y Vellidae, en promedio (\pm DE) 21.86 ± 7.38 individuos por poza y con una densidad de individuos estimada promedio de 27.44 ± 9.37 individuos por m^2 . La velocidad de la corriente promedio en las pozas fue de 1.64 ± 0.83 cm/s; esta no varió entre estas ($F_{2/199}=2.39$; $p=0.095$).

Se registraron en total 975 visitas de estos insectos a los objetos lanzados (presa y basura), en promedio 4.88 ± 3.66 visitas por intervalo de 10 segundos con un mínimo de 0 y un máximo de 19. Solo el 8.3% de los intervalos presentaron 0 visitas. Para el número de visitas por la densidad de individuos de cada poza se encontró en promedio 0.19 ± 0.16 visitas por individuo por m^2 . La categoría del objeto que cae al agua no tuvo efecto sobre la cantidad promedio de visitas que recibía cada categoría corregidas por la densidad local ($F_{2/199}=2.39$; $p=0.094$).

Solo en 18% de los intervalos se registraron respuestas agresivas. Se registraron 24 secuestros y 12 peleas en el total de observaciones (Cuadro 1). La respuesta agresiva no se vio afectada por la categoría del objeto que cae (Probabilidad de la Prueba Exacta de Fisher: 0.14; $n=36$). Para los secuestro se encontró que la mayoría de estos sucedieron cuando se trataba una presa pequeña seguido por basuras pequeñas ($G=19.51$; $gl=3$; $p<0.001$; $n=24$; Cuadro 1). No se encontraron diferencias entre categorías de objeto caído sobre la frecuencia de peleas ($G=3.45$; $gl=3$; $p=0.26$; $n=12$).

Discusión

La alta densidad de individuos encontrada se puede explicar por las condiciones que las pozas muestreadas presentan. Se ha encontrado que la mayoría de especies de las familias Gerridae y Vellidae tienen preferencia por sitios con poca corriente y donde las opciones de atrapar alimento sean favorables (Roldan 1988; Waters 1972). Además, en el tiempo del estudio la quebrada se encontraba con bajo caudal y la disponibilidad de sitios para vivir se ve disminuida por lo que en los que quedan la densidad puede verse aumentada.

En la mayoría de lanzamientos se observó al menos una visita y que en promedio son visitados en varias ocasiones. Además las visitas las realizaban indiferentemente de la categoría del objeto. Los guerridos y velidos son artrópodos que dependen de lo que cae en el agua para alimentarse (Jackson y Walls 1997); esto los obliga a aprovechar todas las oportunidades de atrapar una potencial presa. Esto explica la visitación indiferente a todos los objetos que además sumado a la forma de cazar de Gerridae y Vellidae, que a pesar de utilizar su visión para detectar la presa, su principal forma de detección son las vibraciones en el agua que difícilmente detallan de que se trata el objeto caído al agua (Wilcox y Di Stefano 1991; Jackson y Walls 1997).

Las respuestas a cualquier tipo de estímulo no parece representar un riesgo para estos insectos, esto debido a que se ha encontrado que son poco o nada depredados por peces (Cooper 1984); esto se ha tratado de explicar con las estructuras que producen un mal olor y sabor (Andersen 1982) Faltaría entender el costo energético que pueda significar ni la incidencia natural de posibles o reales presas que caen al agua.

Pocas veces se presentaron respuestas agresivas, al haber tantos individuos cuando caía el objeto posiblemente aprovechaban lo que podían y dejaban no peleaban para evitar un gasto energético de más. El tipo de respuesta agresiva de los guerridos y velidos no se vio afectada por el tamaño ni el tipo de presa cuando se presentó. Esto posiblemente se deba a que hay muy poco tiempo como para determinar la validez nutricional del objeto y los patinadores primero se encargan de manipular a la presa antes de ingerirla (Sih *et al.* 1990) y generando secuestros o peleas indiferentemente.

Los secuestros se dieron en mayor frecuencia en presas pequeñas. Los guerridos y velidos se alimentan in situ (Sih *et al.* 1990), al haber varios individuos posiblemente compitiendo por el alimento el hecho de alejar la presa del sitio es lo más adecuado. Los objetos pequeños son los más fáciles de secuestrar debido a la comodidad para manejarla, se ha encontrado que el tamaño de la presa es un factor que afecta el consumo y el acarreo de esta (Jackson y Walls 1997). Además una presa de menor tamaño representa menos energía y debe ser aprovechada al máximo. Pese a posiblemente ser más rica energéticamente el manejo de una presa grande puede generar un mayor gasto y riesgo de perder la presa.

La frecuencia de peleas no se vio afectada por las categorías de objetos lanzados, posiblemente esto se deba a que la pelea es un paso previo al consumo de la presa y muchas veces se da inmediatamente cae el objeto. Es probable que sea solo una respuesta a la vibración percibida sin importar de que se trate de alimento; esto por el comportamiento oportunista de estas familias a la hora de cazar (Jackson y Walls 1997).

Con respecto a las respuestas agresivas este trabajo no contó con el número de muestra para concluir de una manera más precisa por limitaciones de tiempo en el campo. Otra recomendación para trabajos futuros

Por su manera de cazar, ambiente en el que habitan y disponibilidad del alimento; los patinadores parecen no distinguir entre presas y basuras a la hora de acercarse por primera vez al objeto; el tamaño tampoco parece importarles. Así mismo la facilidad para movilizar y manipular hace que el tamaño sea un factor importante a la hora de adueñarse de una presa.

Bibliografía

- Andersen, N. M. 1982. The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha) Phylogeny, Adaptations, Biogeography and Classification. Scandinavian Science Press LTD. Dinamarca. 455p.
- Bowden, E. 1978b. Walking and rowing in the water strider *Gerris remigis*. II. Muscle activity associated with slow and rapid mesothoracic leg movement. *Journal of comparative Physiology*. 123:51-57.
- Cárcamo, H. A. & J. R. Spence. 1994. Kin discrimination and cannibalism in water striders (Heteroptera: Gerridae): another look. *Oikos*. 70: 412-416.
- Jackson, R; Walls, E. 1998. Predatory and scavenging behaviour of *Microvelia macgregori* (Hemiptera: Veliidae), a watersurface bug from New Zeland. *New Zeland Journal of Zoology*. New Zeland. 25: 23-28
- Polhemus, J.T. 1984. Aquatic and Semiacuatic Hemiptera. En: Merritt, R.W. y K.W. Cummins (eds). *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company.U.S.A. 722p.
- Roldán, R. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos de Antioquia. Editorial Presencia. Bogotá. 217 p.
- Sih, A., J.J. Kruppta y S.E. Travers. 1990. An experimental study on the effects of predation risk, and feeding regime on the mating behavior of th water strider, *Gerris remigis*. *Am. Nat.* 135:284-290.
- Waters, T.F. 1972. The drift of stream insects. *Ann. Rev. Entom.* 17: 253-272.
- Wilcox, R. S. & J. Di Stefano. 1991. Vibratory signals enhance mate-guarding in a water stider (Hemíptera: Gerridae). *J. Insect. Behav.* 4: 43-50.

Cuadros y figuras

Cuadro 1. Categorías de objetos lanzados según tipo de estímulo y tamaño.

Tamaño	Estimulo	Estadístico	Categoría
Grande	Arriera-Palomilla	($F_{1/49}=0,38$; $p=0,53$)	Presa Grande
	Hoja-Garrote	($F_{1/47}=1,05$; $p=0,31$)	Basura Grande
Pequeño	Termita-Jinete	($F_{1/33}=1,69$; $p=0,20$)	Presa Pequeña
	Hojita-Garrotito	($F_{1/66}=2,75$; $p=0,09$)	Basura Pequeña

Cuadro 2. Frecuencia de secuestros y peleas de patinadores por categoría de objeto observados en Veragua Rainforest, Limón, Costa Rica.

Categoría	Secuestro	Pelea
Basura grande	2	2
Basura pequeña	6	2
Presa grande	1	2
Presa pequeña	15	6
Total	24	12

Función del jineteo en la hormiga zompopa *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae) en el Caribe Central de Costa Rica, América Central

Tito Isaac Sancho-Mejías

Coordinador: Daniel Briceño

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; sancho.ekin02@gmail.com

Resumen: Las hormigas de la tribu Attini presentan una gran diversidad en el tamaño de sus obreras. Las más pequeñas se encargan de la crianza y el cultivo de la colonia de hongos, las medianas forrajean y las más grandes fungen como soldados. En *Atta* existen reportes de jineteo por parte de las mínimas (obreras más pequeñas). El presente estudio constituye una evaluación de las tres principales hipótesis para este fenómeno: consumo de savia, remoción de microorganismos de los fragmentos de hoja y defensa contra parasitoides. Fueron observados cinco senderos de hormigas cortadoras en el Caribe central de Costa Rica tomando en cuenta la cantidad de hojas transportadas junto a la cantidad de jinetes en las mismas, además se observó el comportamiento de las mínimas con el fin de determinar la función de las actividades que realizan. Se encontró una mayor actividad de las hormigas durante el día. Los datos obtenidos permiten respaldar las tres hipótesis de función de las jinetes, concluyendo que estas exhiben una diversidad de funciones que no son excluyentes entre sí. Sin embargo, es necesario indagar y realizar más experimentación para poder expandir las conclusiones acá planteadas a nivel de especie.

Palabras clave: Comportamiento, forrajeo, hormigas cortadoras, parasitoides, Phoridae

Dentro de los insectos sociales, las hormigas cortadoras de hojas de la tribu Attini (*Atta* y *Acromyrmex*) presentan un ámbito de variación extenso en el tamaño de sus obreras (Wilson 1980). Las hormigas de diferentes tamaños realizan funciones específicas. En las del género *Atta*: las más pequeñas (mínimas) se encargan de la crianza de los organismos inmaduros y el cultivo de los hongos de los que se alimentan; las medianas forrajean; y las más grandes fungen como soldados (Wilson 1980).

De acuerdo con Bolton (1995) existen 15 especies descritas para el género *Atta*, en siete de estas se ha reportado a las mínimas realizando jineteo. Esta actividad se define como el comportamiento que exhiben las obreras pequeñas al montar los fragmentos de hoja acarreados por las cortadoras (Linksvayer *et al.* 2002). Existen al menos tres hipótesis acerca de la función del jineteo en las especies de *Atta*: las jinetes se alimentan de la savia de los bordes de los fragmentos; las jinetes preparan los fragmentos para su almacenaje removiendo microorganismos nocivos; y las jinetes realizan labores de defensa en contra de parasitoides (Vieira-Neto *et al.* 2006).

Brown (1997) presenta evidencia de ataque por parte de fóridos del grupo de *Apocephalus attophilus* (Phoridae) hacia obreras que acarrear fragmentos de hojas. Antes de atacar, los fóridos se posan en la carga de las obreras, sin embargo, las jinetes defienden a la acarreadora evitando el ataque (Feener y Brown 1993). Debido a la evidencia existente en cuanto a la función protectora de estas, se ha asumido que la defensa es la única función de las jinetes (Linksvayer *et al.* 2002). No obstante, Griffiths y Hughes (2010) reportan evidencia a favor de la remoción de microorganismos.

Para evaluar las hipótesis de función de los jinetes en *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758) fueron observadas la tasa de jineteo y forrajeo durante el día y la noche, así como el

comportamiento de las mínimas en los fragmentos de hojas, y la tasa de jineteo cerca y lejos del nido. La actividad de los fóridos es principalmente diurna (Waller 1980), por lo que según, la hipótesis del comportamiento defensivo, se esperaría que la actividad de las jinetes fuera menor en la noche. Sin embargo, existe evidencia que sugiere que la función de defensa no es la única que ejecutan las jinetes, ya que en su mayoría, las mínimas no se encuentran jineteando, más bien realizando labores de mantenimiento del sendero, siendo esta su función principal (Evison *et al.* 2007), adicionalmente, de acuerdo con las hipótesis de remoción de microorganismos y preparación de los fragmentos de hojas, es de esperar que las jinetes a lo largo del sendero en igual proporción realizando las actividades correspondientes a estas labores.

Materiales y métodos

Las observaciones fueron hechas entre los días 9 y 10 de enero de 2012 en cinco nidos de *Atta cephalotes* ubicados en Veragua Rainforest Station, Limón, Costa Rica (9°55' N, 83°11' O. 420 msnm). El bosque corresponde a un bosque lluvioso Premontano (bmh-P según la clasificación de zonas de vida de Holdridge de acuerdo al Mapa Ecológico de Zonas de Vida del Centro Científico Tropical CCT (<http://www.cct.or.cr/mapas/zonas-de-vida-costa-rica.pdf>).

En cada uno de los nidos, se identificó el sendero utilizado por las obreras para forrajear, en estos fueron definidas dos posiciones relativas al nido: cerca, ubicada a un metro de la entrada del nido y lejos, a un metro de la fuente de hojas. En cada una de las posiciones, durante el día (0800-1300 h) y la noche (1800-0100 h) se hicieron 10 observaciones de un minuto, separadas entre sí por lapsos de un minuto. Se definió como tasa de forrajeo la cantidad de hormigas portadoras de un fragmento de hoja que pasaron por los puntos de monitoreo a lo largo de los periodos de observación. Por otro lado, la tasa de jineteo se definió como la proporción de hojas transportadas que tenían al menos un jinete.

Adicionalmente, en 20 ocasiones fue registrada la conducta de 50 hormigas. Estos datos fueron obtenidos de manera simultánea en cada uno de los senderos con observadores posicionados cerca y lejos del nido. Durante las observaciones nocturnas se iluminó el sendero usando luz roja, con el fin de no alterar el comportamiento de las hormigas a la hora de realizar la toma de datos. Un total de cuatro comportamientos fueron establecidos para categorizar la conducta de los jinetes: arriba (Ar): posición defensiva con la cabeza levantada por encima del borde de la hoja y las mandíbulas abiertas; abajo (Ab): posición defensiva con la cabeza dirigida hacia abajo a lo largo de la superficie de la hoja y las mandíbulas abiertas; borde (Bor): cuando la jinete se mantenía estática en el borde de la hoja; y moviéndose (Mov): cuando la jinete se desplaza en cualquier dirección a lo largo del fragmento de hoja. Siendo las primeras dos conductas defensivas y las últimas, de forrajeo y desinfección respectivamente.

Análisis estadístico— Para evaluar las tasas de forrajeo y jineteo se procedió a realizar un modelo de ANDEVA mixto con el paquete estadístico JMP 8 (SAS Institute Inc. 2009). Considerando el nido como efecto aleatorio y el tiempo (día y noche) y la posición (cerca y lejos) como efectos fijos. Además, para evaluar el comportamiento de las jinetes con respecto al periodo del día se utilizó una prueba Chi cuadrado de independencia y una serie de pruebas t de *student* para evaluar las diferencias en los comportamientos defensivos

entre el día y la noche y la posición relativa al nido, utilizando el paquete informático Microsoft Excel 2007.

Resultados

En general, hubo una mayor tasa de forrajeo durante el día (Cuadro 1) con excepción del nido B, donde fue mayor transporte de hojas durante la noche (Fig. 1). De igual manera, se encontró diferencia en las hojas acarreadas según la posición con respecto al nido (Cuadro 1), siendo mayor cerca en todos los nidos, excepto el B (Fig. 2). El efecto del nido es significativo (Cuadro 1), la tasa de forrajeo fue mayor en los nidos A y E (Tukey, $q=2.385$, $p<0.05$) sin importar el periodo del día (Fig. 1) o la posición relativa al nido (Fig. 2).

Se observó una mayor cantidad de hojas con jinetes cerca del nido con la excepción de los nidos A y E (Fig. 2), donde fue mayor lejos del nido, (Cuadro 1). De igual forma, el efecto del nido es significativo, sin embargo, no se encontró diferencia significativa en la tasa de jineteo con respecto al periodo del día (Cuadro 1), a pesar de que en los nidos A, C, y E la tendencia de jineteo fue mayor en la noche (Fig. 4).

Con respecto al comportamiento de las jinetes, las conductas más comunes fueron las de defensa, con las pinzas abiertas hacia abajo (Ab) y hacia arriba (Ar), así mismo se observó un efecto del periodo de muestreo en la conducta de las mismas ($\chi^2=22.99$, g.l.=3, $p<0.0001$), adicionalmente se observó que una mayor cantidad de hormigas se desplazaron por el borde del fragmento durante la noche (Fig. 5).

No se encontró diferencia significativa en la cantidad de jinetes en posición defensiva hacia arriba entre el día y la noche ($t=2.31$, g.l.=4, $p=0.082$), a pesar de que en promedio, durante el día hubo más hormigas en esta posición (Fig. 6). Tampoco hubo diferencia en el número de individuos que exhibieron la posición defensiva hacia abajo ($t=0.32$, g.l.=4, $p=0.726$) (Fig. 5).

Discusión

Durante la presente investigación se encontró una mayor tasa de forrajeo durante el día (Fig. 1). No obstante, Linksvayer y colaboradores (2002) encontraron una mayor actividad de forrajeo de *A. cephalotes* durante la noche. Los datos obtenidos por Lewis *et al.* (1974) argumentan en contra de que el fotoperiodo genere una respuesta fisiológica determinante en la regulación de la actividad de forrajeo, atribuyendo las variaciones a las características propias de los nidos y las estaciones.

La hipótesis defensiva del jineteo propone que principalmente se lleva a cabo para proteger a las obreras que llevan la carga del ataque de dípteros parasitoides de la familia Phoridae (Brown 1997), los cuales, de acuerdo con Feener y Brown (1993), tienen actividad primordialmente diurna. Es decir, de acuerdo con lo planteado, el hecho de que durante la presente investigación no exista diferencia en la tasa de jineteo durante el día y la noche (Fig. 3), implica que los fóridos no son la única amenaza para las obreras, o bien, que la presencia de las mínimas sobre las hojas no tiene como único fin la defensa contra estos ataques. No obstante, Linksvayer y sus colegas (2002) proponen que durante la noche, la actividad de las jinetes puede ser atribuida a la prevención de ataque de parásitos nocturnos.

Abordando la hipótesis del consumo de savia por parte de las jinetes, al considerar la posición estática de las hormigas en el borde de los fragmentos (Bor) como actividad de forrajeo, se puede observar que solo una fracción reducida de jinetes se alimentaron tanto en el día como en la noche (Fig. 5), de las cuales, un mayor número realizó esta actividad durante la noche (Fig. 6). Linksvayer *et al.* (2002) argumentan acerca de que la obtención de este recurso es una de las razones del jineteo. Por otro lado, de acuerdo con Viera-Neto y sus colaboradores (2006), a pesar de que la savia de las hojas es una fuente nutricional importante para las obreras, no existe evidencia de que las mínimas se alimenten de ella.

Griffiths y Hughes (2010) presentan evidencia a favor de la actividad de remoción de microbios por parte de las jinetes de *Atta colombica* en Panamá. Sus resultados demostraron que la cantidad de microorganismos nocivos disminuye en función de la presencia de las jinetes. El jineteo, se puede interpretar como parte de la actividad desinfectante de las mínimas, por lo que igual que la hipótesis de la actividad de remoción de microorganismos encuentra respaldo a la luz de los resultados de la presente investigación siendo igual donde se observó en igual proporción tanto en el día como en la noche (Fig. 5). Sin embargo, el cambio proporcional relativo en la cantidad de hormigas en posición defensiva hacia arriba y berde entre el día y la noche observado acá (Fig. 6), sugiere que la actividad de alimentación aumenta durante la noche, al mismo tiempo que disminuye la amenaza de los fóridos según lo propuesto por Feener y Brown (1993). Por lo tanto, de lo obtenido de estos datos se puede determinar que a pesar de que la defensa contra fóridos es una de las actividades que las mínimas realizan sobre los fragmentos de las hojas transportadas, esta no es la única, ya que en ausencia de la amenaza las jinetes pueden alimentarse durante el lapso que ejecutan la actividad de jineteo.

La relativa homogeneidad de las actividades realizadas por las jinetes (Fig. 5) y la distribución equitativa a lo largo de los senderos (Fig. 2) acá presentados permiten concluir que las tres hipótesis analizadas explican la función de las jinetes en las colonias de *Atta cephalotes* en el Caribe Central de Costa Rica sin ser excluyentes entre sí. Esto concuerda con lo planteado por Linksvayer y colaboradores (2002) y Giffiths y Hughes (2010), no obstante los parámetros de análisis acá planteados y el tamaño de muestra no permiten generalizar a nivel de especie. Adicionalmente, el enfoque de esta investigación se centró en la proporción de las mínimas que jineteaban los fragmentos, sin considerar del todo las hormigas de este tipo presentes en el sendero. Las cuales, de acuerdo con Evison y sus colegas (2008) se encargan de mantener las feromonas del sendero, labor que es llevada a cabo casi exclusivamente por las mínimas y es fundamental para que el mismo sea funcional. Debido a esto, se hace necesario un enfoque que permita abarcar el estudio del comportamiento de las jinetes desde un punto de vista holístico donde se tomen en cuenta variables biológicas y ambientales a lo largo del tiempo que permitan dilucidar de manera objetiva la función de las jinetes en la especie *A. cephalotes*.

Agradecimientos

Los comentarios y sugerencias de Andrés Beita, Federico Bolaños, Eduardo Chacón y Genuar Núñez fueron fundamentales para la redacción de este trabajo.

Bibliografía

Bolton, B. 1995. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* 29: 1037–1056.

- Brown, B. V. 1997. Revision of the *Apocephalus attophilus*-group of ant-decapitating flies (Diptera: Phoridae). *Contributions in Science* 468: 1–60.
- Evison, S. E. F., A. G. Hart & D. E. Jackson. 2008. Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. *Animal Behaviour* 75: 963-969.
- Feener, D. H. Jr. & B. V. Brown. 1993. Oviposition behavior of an ant-parasitizing fly, *Neodohrniphora curvin-vervis* (Diptera: Phoridae), and defense behavior by its leaf-cutting ant host *Atta cephalotes* (Hymenoptera:Formicidae). *Journal of Insect Behavior* 6: 675–688.
- Griffiths, H. M. & W. O. H. Hughes. 2010. Hitchhiking and the removal of microbial contaminants by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Ecological Entomology* 35: 529-537.
- Lewis, T., G. V. Pollard & G. C. Dibley. 1974. Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *Journal of Animal Ecology* 43: 129-141.
- Linksvayer, T. A., A. C. McCall, R. M. Jensen, C. M. Marshall, J. W. Miner & M. J. McKone. 2002. The function of hitchhiking behavior in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Biotropica* 34: 93-100.
- Vieira-Neto, E. H. M., F. M. Mundim & H. L. Vasconcelos. 2006. Hitchhiking behaviour in leaf-cutter ants: An experimental evaluation of three hypotheses. *Insectes Sociaux* 53: 326-332
- Waller, D. A. 1980. Leaf-cutting ants and leaf-riding flies. *Ecological Entomology* 5: 305–306.
- SAS Institute Inc. 2009. JMP® 8 User Guide, Second Edition. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Wilson , E. O. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). I. The overall pattern in *A. sexdens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7: 143–156.

Cuadros y figuras

Cuadro 1. Modelos de ANDEVA mixto para explicar la tasa de forrajeo (A, Fig. 1) y la tasa de jineteo (B, Fig. 2) en función del nido, la posición con respecto al nido (cerca o lejos) y el tiempo (día o noche).

Factor	Suma de cuadrados	g.l	F	p
A. Forrajeo				
Posición	4579.25	1	19.51	<0.0001
Tiempo	14365.1	1	61.20	<0.0001
Nido	80714.7	4	85.97	<0.0001
B. Jineteo				
Posición	2694.09	1	4.66	0.032
Tiempo	935.27	1	1.62	0.205
Nido	50790.2	4	21.99	<0.0001

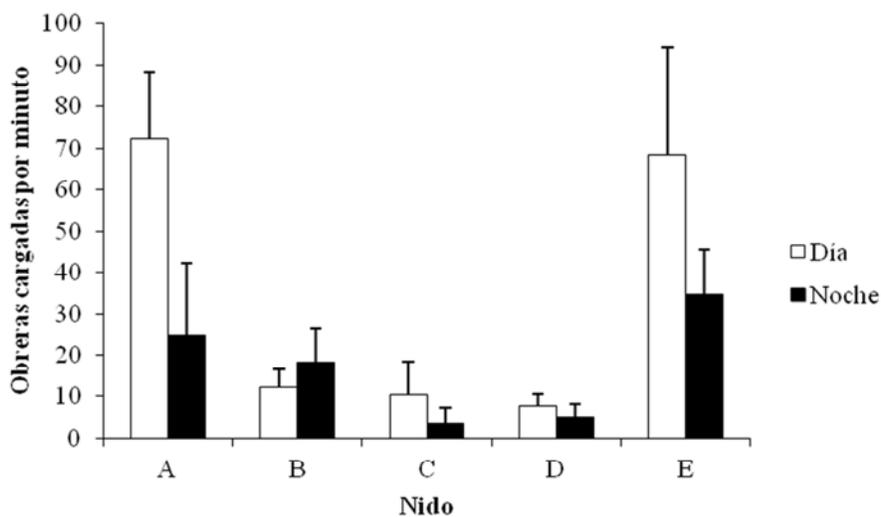


Fig. 1: Promedio y desviación estándar de la tasa de forrajeo (obreras cargadas por minuto) y para cada uno de los nidos de *Atta cephalotes* durante el día y la noche en el Caribe Central de Costa Rica.

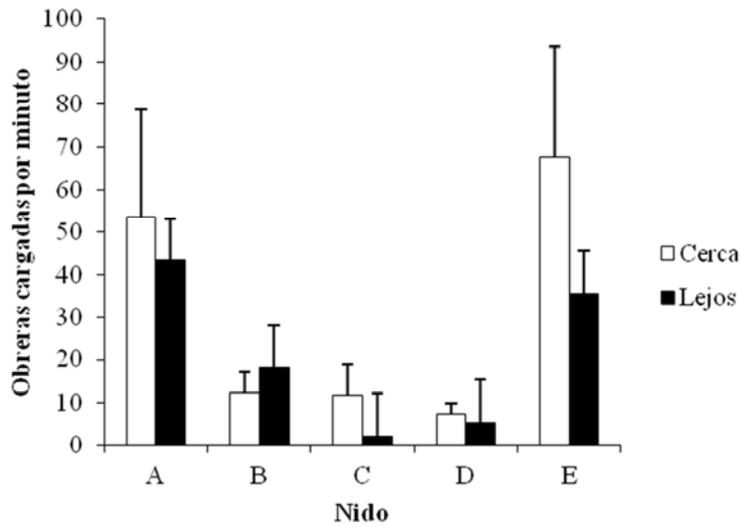


Fig. 2: Promedio y desviación estándar de la tasa de forrajeo (obreras cargadas por minuto) y para cada uno de los nidos de *Atta cephalotes* con respecto a la posición relativa al nido en el Caribe Central de Costa Rica.

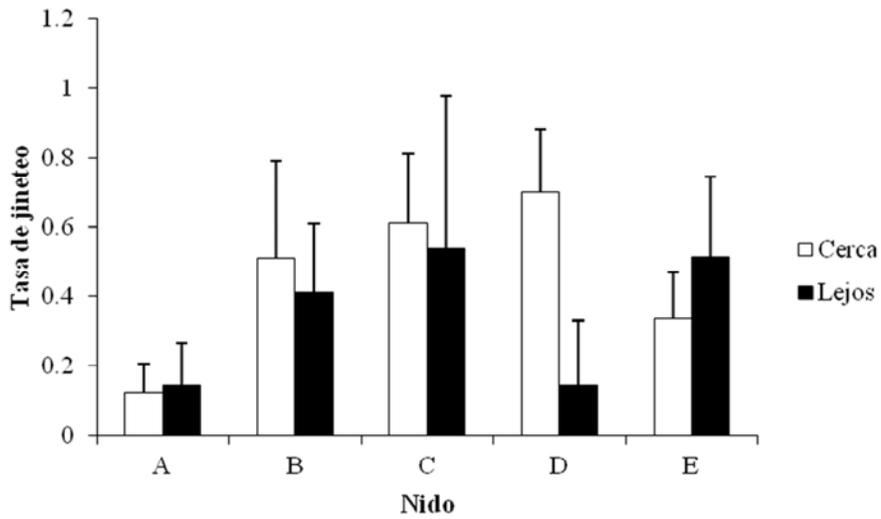


Fig. 3: Promedio y desviación estándar de la tasa de jineteo (proporción de hojas con al menos un jinete) para cada uno de los nidos de *Atta cephalotes* en función de la posición relativa al nido (Cerca o Lejos) en el Caribe Central de Costa Rica.

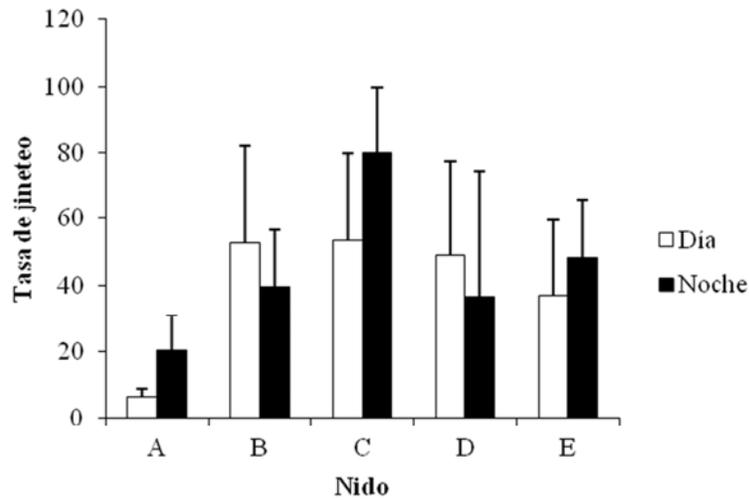


Fig. 4: Promedio y desviación estándar para la tasa de jinetes (proporción de hojas con al menos un jinete) de *Atta cephalotes* durante el día y la noche según la posición relativa al nido en el Caribe Central de Costa Rica.

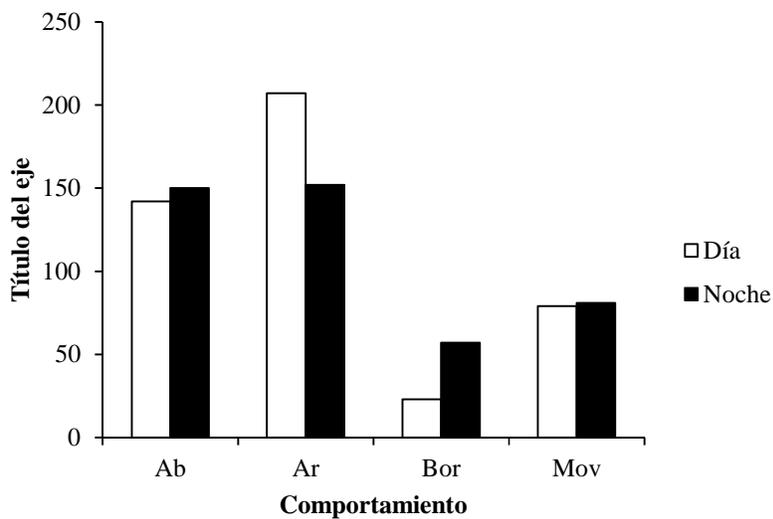


Fig. 5: Proporción de jinetes de *Atta cephalotes* observadas por categoría de comportamiento durante el día y la noche en el Caribe Central de Costa Rica. Ab: posición defensiva hacia abajo; Ar: posición defensiva hacia arriba; Bor: posición estática en el borde de la hoja; Mov: movimientos a lo largo del fragmento de hoja.

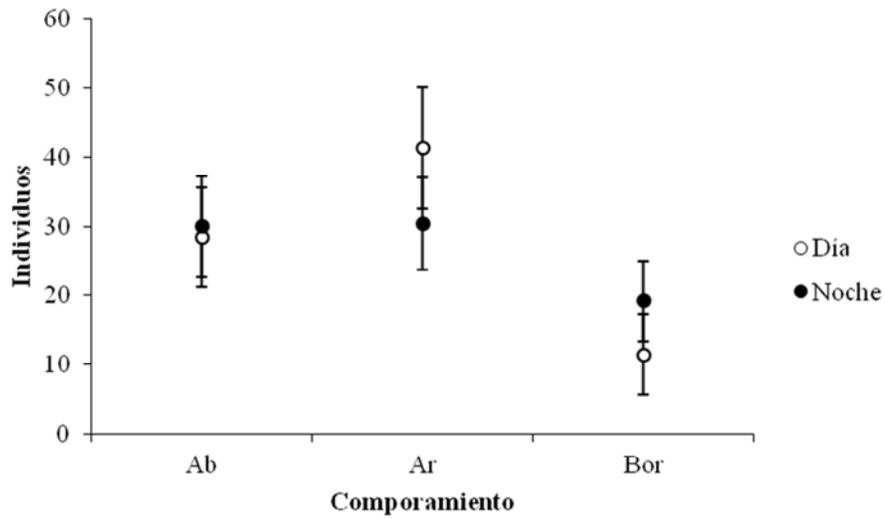


Fig. 6: Promedio y desviación estándar para el número de jinetes de *Atta cephalotes* por nido que se encontraban en posición defensiva con las pinzas abiertas para abajo (Ab) o con las pinzas abiertas hacia arriba (Ar) durante el día y la noche, y posicionadas en el borde de los fragmentos de hojas acarreadas (Bor) en el Caribe Central de Costa Rica.

Comportamiento de jinetes de *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae) en un transecto lineal cerca de una entrada del nido

Sebastián Alvarado-Montero

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; sebas6am@gmail.com

Coordinador: Daniel Briceño

Resumen: Existen varias hipótesis sobre la función de las obreras mínimas en las hojas transportadas: defensa contra fóridos, limpieza de las hojas, recolecta de sustancias excretadas. Con este estudio se busca describir el comportamiento de los jinetes de *A. cephalotes* en las hojas transportadas a lo largo de un transecto lineal cercano a una entrada del nido. Se desea determinar la distancia a la que los jinetes suben en mayor cantidad a las hojas transportadas hacia el nido y estimar la proporción de tiempo dedicada a los comportamientos de patrullaje en las hojas transportadas hacia el nido. Para esto se siguió el camino de una colonia de *A. cephalotes* en Veragua Rainforest, Limón, Costa Rica, y se registró el número de jinetes que subían a la hoja y la distancia a la que subían. Además se observaron tres comportamientos: movimiento en la hoja, posición de defensa con mandíbulas hacia arriba y con las mandíbulas hacia abajo. Se observó un mayor número de jinetes cerca de la entrada del nido, que se puede explicar por un mayor control de calidad sobre las hojas en esa zona. Se comprobó que las obreras suben y bajan aleatoriamente de las hojas, probablemente para evitar que los parásitos predigan la ubicación de sectores desprotegidos. En cuanto a los comportamientos, los jinetes pasan una gran parte de su tiempo en el suelo, manteniendo el rastro de feromonas y limpiando el trayecto, mientras que a las otras actividades dedican una menor proporción del tiempo, probablemente por las necesidades de la colonia. Los jinetes son obreras multifacéticas, con una ventaja para la colonia por ser de bajo costo y tener una demanda metabólica baja.

Palabras claves: Aloetismo, jardines de hongo, estrategias defensivas, gasto metabólico, comunicación entre obreras

La división de labores es un aspecto de la biología de insectos sociales que llama mucho la atención. La división de labores en zompopas puede darse a partir de diferencias físicas entre castas, debido a su polimorfismo morfológico y aloetismo (Roces & Hölldobler 1995; Hart & Ratnieks 2001). En las hormigas cortadoras de hojas el polimorfismo en obreras es muy grande, dándole a las especies un aloetismo muy avanzado (Wilson 1980).

Entre estas hormigas está la especie *Atta cephalotes*, común en los bosques neotropicales y zonas abiertas. Estas hormigas construyen un nido subterráneo y la colonia recolecta pedazos de hojas, flores, frutas y semillas para sustentar un hongo basidiomicete saprofítico del cual se alimentan (Hudson *et al.* 2009, Orr 1992).

Las especies del género *Atta* presentan tres tipos de obreras, que tienen comportamientos diferentes. En general, las mayores actúan como soldados, las medianas se encargan del forrajeo y las mínimas trabajan en los jardines de hongos y en el cuidado de las larvas (Linksvayer *et al.* 2002). Además de esto, las obreras mínimas se observan en los trayectos de forrajeo realizando diversas funciones, entre las que está el “jineteo” de los trozos que traen las obreras medianas al nido (Linksvayer *et al.* 2002).

Hay varias hipótesis con respecto a la función de las obreras mínimas fuera del nido y el papel que juegan subidas en los trozos de hojas. La principal hipótesis es que su función es defensiva contra parásitos, en especial contra los dípteros de la familia Phoridae. Estas moscas aterrizan en el trozo de hoja y ovipositan en la cabeza de las obreras medianas (Feener & Moss 1990). Al estar en la hoja, los jinetes evitan que la mosca aterrice, sin lo cual es incapaz de ovipositar (Feener & Moss 1990). Otra hipótesis es que los jinetes se suben a los trozos de hojas para absorber los fluidos que se secretan por los cortes, evitando así la pérdida de un recurso muy nutritivo (Bass & Cherrett 1995).

También se ha propuesto que suben a las hojas para regresar al nido sin gastar energía moviéndose por ellas mismas, pero Feener & Moss (1990) demostraron que la energía que ahorran los jinetes subidos en las hojas es mínima, debido a que en la hoja también se mantienen activos, por lo que esta hipótesis no tiene mucha validez. Una última hipótesis explica que los jinetes suben a los trozos de hojas para prepararlas antes de entrar en el nido, limpiándolas de patógenos y así proteger los jardines de hongos o aplicando enzimas que promueven el crecimiento de este sobre el sustrato (Currie & Stuart 2001).

Este trabajo tiene como objetivo general describir el comportamiento de los jinetes de *A. cephalotes* en las hojas transportadas a lo largo de un transecto lineal cercano a una entrada del nido. Como un primer objetivo específico se desea determinar la distancia con respecto a la entrada del nido a la que los jinetes suben en mayor cantidad a las hojas. La hipótesis que se plantea es que la cantidad de jinetes que suben a las hojas transportadas varía a lo largo del transecto. Se espera que cuando la hoja esté cerca de la entrada del nido, suban más hormigas. Esto se debería a que el control de limpieza y tratamiento de las hojas es crucial para el jardín de hongo y las hormigas deben asegurarse de que todos los trozos reciban el control de calidad antes de entrar en el nido, sin importar si ya fue tratado en otro punto del trayecto.

El segundo objetivo específico es estimar la proporción de tiempo dedicada a los comportamientos de patrullaje de los jinetes en las hojas transportadas a lo largo del trayecto hacia el nido. Con esto se podrá observar cuál es la actividad predominante de estas obreras y cómo calza esto con las hipótesis que se han planteado en otras investigaciones.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó el 11 de enero del 2012 en la reserva Veragua Rainforest, en Limón, Costa Rica. La reserva se encuentra a 9°55' N y 83°11' O, a unos 420 msnm. La reserva corresponde a un bosque lluvioso premontano (Holdridge 1957).

Se trazó un transecto lineal de 17.76 m siguiendo un sendero de las obreras desde un punto de partida hasta una entrada del nido, marcando el sendero cada metro. Se siguió un total de 20 hormigas cargando hojas. Cada una se siguió desde que llegaba al punto de partida y hasta que entraban en el nido. Si la hormiga era relevada por otra, se seguía a la nueva hormiga que cargaba la hoja. Cada 30 segundos se registró el número de jinetes que subían a la hoja y la distancia a la que habían subido. Esto con el fin de determinar a qué distancia es que los jinetes suben en mayor cantidad a las hojas.

Para estimar la proporción de tiempo dedicada a los comportamientos de patrullaje de los jinetes en las hojas transportadas, en cada una de las observaciones anteriores se registraron tres comportamientos. El primero era cuando el jinete estaba en movimiento

sobre la hoja, que correspondería a la función de tratamiento de la hoja. El segundo comportamiento fue cuando el jinete se colocaba con las mandíbulas mirando hacia arriba, a modo de defensa contra parásitos voladores como los fóridos. El tercer comportamiento fue cuando el jinete se posicionaba con las mandíbulas hacia abajo, esta vez para defenderse de artrópodos que pudieran llegar por el suelo, como lo son otras hormigas, arañas saltícidos y algunos hemípteros (Feener & Moss 1990).

Para determinar si el número de jinetes que suben a las hojas cambia según la distancia a la que se encuentre la hoja transportada respecto a la entrada del nido, se utilizó una prueba de chi-cuadrado. Se trabajó con el programa JMP 7[®].

Resultados

El número máximo de jinetes que se contó en un trozo de hoja fue de 8. El tiempo mínimo que duró una obrera recorriendo el transecto fue de 16 min. El tiempo máximo de recorrido fue de 48.5 min.

El número de jinetes que suben a las hojas transportadas aumenta cuando estas se encuentran más cerca de la entrada del nido, y suben menos cuando están más alejadas ($X^2=30.85$; g.l=6; $p<0.001$). En la Figura 1 se observa que entre los 18m y 7m de distancia del nido no hay mucha diferencia en el número de jinetes subidos en las hojas. A partir de los 6m el número de jinetes aumenta marcadamente.

En la Figura 2 se muestra el cambio en el número de jinetes a lo largo del tiempo que tardó la obrera en llegar a la entrada del nido. Se tomó sólo tres obreras (las más representativas) para ilustrar la fluctuación. Se observa que el número de jinetes no se mantiene constante y varía mucho a lo largo del tiempo de recorrido. Sin embargo, tiende a aumentar al acercarse a la entrada del nido.

Al estimar la proporción de tiempo dedicada a los comportamientos de patrullaje de los jinetes en las hojas transportadas, se encontró que en promedio los jinetes pasaron una mayor parte del tiempo caminando en el transecto ($60\pm 22\%$). En la Figura 3 se observa que los jinetes dedicaron en promedio muy poco tiempo al tratamiento de la hoja (movimiento) ($3\pm 2\%$). En cuanto a las posiciones de vigilancia, estuvieron, en promedio, una mayor cantidad de tiempo con las mandíbulas hacia abajo ($24\pm 20\%$) que hacia arriba ($13\pm 12\%$).

Discusión

Como se predijo, los jinetes suben con mayor frecuencia a las hojas cuando estas están cerca de la entrada del nido (Fig. 1). Una simbiosis tan estrecha como la que presenta *A. cephalotes* con el hongo que cultiva requiere de mucho cuidado por parte de la colonia. Cualquier patógeno que amenace los jardines del nido debe ser tratado antes de que el trozo de hoja entre (Currie & Stuart 2001).

Tal y como Linksvayer *et al.* (2002) demostraron, se observó que las hojas eran visitadas por los jinetes en diferentes puntos del sendero y eran limpiadas y tratadas. Se observó también que los jinetes que se subían a la hoja a poca distancia del nido, se mantenían en el trozo y entraban en el nido subidos en él. Podría ser porque las hormigas, además de limpiar la hoja, deben prepararla para cultivar el hongo (Wilson 1983), de modo que la tratan antes de ser colocada en el jardín.

En la Figura 2 se observa que las visitas a las hojas se hacen más frecuentes al acercarse al final de las observaciones. Esto apoya que el control de los trozos es más estricto entre más cerca está la hoja del nido. Se observa también que las hormigas suben y bajan continuamente de las hojas. Aunque el gráfico de la Figura 2 sólo muestra tres hojas transportadas, es algo que se observó en las 20 repeticiones. Esto podría contradecir la hipótesis de que los jinetes tienen una función defensiva contra parásitos. De ser así, se esperaría que estuvieran continuamente en posición de defensa, pero como se verá más adelante, el tiempo que invierten en esto es poco (Fig. 3).

Sin embargo, una posible explicación al sube y baja que tienen los jinetes en las hojas es que se trate de una estrategia defensiva. La colonia no tiene los suficientes jinetes para poner uno en cada hoja; y de hacerlo así, descuidaría las otras funciones que estas obreras cumplen. Si la colonia dispusiera a sus jinetes sobre las hojas transportadas en puntos específicos del trayecto, los parásitos podrían responder atacando en los puntos sin vigilancia. Al aleatorizar la defensa subiendo y bajando jinetes en diferentes puntos del recorrido, los parásitos tienen más dificultad al intentar predecir un punto fácil de ataque.

Algo que también puede afectar el constante cambio en el número de jinetes en las hojas es la necesidad de las obreras que las cargan. Existe una comunicación entre las obreras por medio de vibraciones que hacen con sus patas y que se transmite por el suelo (Roces & Hölldobler 1995). Roces & Hölldobler (1995) dicen que, aunque la señal tiene un corto alcance, los jinetes tienen un umbral muy bajo de respuesta que los sensibiliza al mensaje. Ellos han observado que cuando aterrizan fóridos las obreras medianas producen las vibraciones y reclutan jinetes que espantan a la mosca antes de que oviposite. Podría ser que las obreras medianas recluten jinetes según otros requerimientos, como la limpieza o el equilibrio de la carga, y que cuando ya no sea necesario el jinete vuelva a bajar.

Al estimar el tiempo que los jinetes dedican a los diferentes comportamientos que se registraron, varias de las hipótesis encontradas en la literatura se ven en problemas. En la Figura 3 se observa que el tiempo promedio que es dedicado a moverse en la hoja (tratamiento de limpieza) o a la defensa es realmente poco. Esto haría cuestionar si realmente los jinetes son diseñados para estas funciones. Según Linksvayer *et al.* (2002) y Evinson *et al.* (2007), muchos investigadores que han trabajado con jinetes de *A. cephalotes* han encontrado la debilidad de su hipótesis porque el comportamiento que describen no tiene una frecuencia alta y que más bien han observado que los jinetes pasan una gran parte del tiempo caminando en el sendero de la colonia.

En este estudio se obtuvo el mismo resultado: alrededor de, en promedio, un 60% del tiempo estas obreras se encuentran caminando (Fig. 3). Esto corresponde a una función que no se ha tomado en cuenta y que es muy importante para la colonia. Los jinetes mantienen el rastro de feromonas, de modo que las obreras medianas se ocupen sólo del transporte de hojas y se agiliza el paso al evitar que extravíos por perder el rastro (Evinson *et al.* 2007). También limpian el trayecto de escombros después de algún disturbio. Al ser pequeños, los jinetes tienen un mayor acceso a las zonas obstruidas y pueden desplazarse por el trayecto sin estorbarle a las otras obreras (Evinson *et al.* 2007).

Ante lo discutido anteriormente, se puede aclarar el debate que existe respecto a la función de los jinetes señalando que el error que se ha cometido ha sido intentar encasillarlos en un papel específico, cuando en realidad son unas obreras multifacéticas.

Los jinetes no son exclusivos de los caminos de la colonia. Se les encuentra también en los árboles donde se cortan las hojas, absorbiendo sustancias, o en el interior del nido cuidando de los jardines de hongos y de las larvas (Roces & Hölldobler 1995, Linksvayer *et al.* 2002). Por ser obreras tan pequeñas, los requerimientos energéticos que tienen son muy bajos en comparación con el de las obreras de mayor tamaño (Evinson *et al.* 2007). Al ser una obrera barata de producir, puede encargarse de múltiples funciones, pues su pérdida no significa un gran costo para la colonia.

Algo semejante se ha observado en otras hormigas con aloetismo, como es el caso del género *Pheidole*. Estas hormigas presentan obreras mayores y menores, pero las menores son las que llevan a cabo la mayor parte de las funciones del nido por tener una baja demanda metabólica (Kay & Rissing 2005). Las obreras mayores, en este caso, funcionan de emergencia en labores que las obreras menores no pueden llevar a cabo por su tamaño (Wilson 1984).

Para la colonia no sería beneficioso producir una obrera que tiene funciones limitadas o que responde a una cantidad limitada de estímulos. De ser así, tendría que gastar mucha energía y recursos en producir más obreras que cubran las funciones que faltan. Evolutivamente, para *A. cephalotes* es más beneficioso tener obreras que, a pesar de su morfología, sean capaces de desempeñar varias funciones en el nido y que cada una sea capaz de responder efectivamente a los diferentes requerimientos de la colonia, en lugar de especializarse en una única labor.

Finalmente se puede concluir que las obreras mínimas, o jinetes, de *A. cephalotes* juegan un papel muy importante en la colonia y tienen una amplia gama de funciones. El tiempo que invierten en cada función dependerá de las necesidades de la colonia y pueden aleatorizar las visitas a las hojas como un mecanismo de defensa. Los jinetes pueden cubrir todas estas funciones gracias a su baja demanda metabólica, con lo cual pueden trabajar en diversos aspectos sin significar un costo para la colonia.

Bibliografía

- Bass, M. & J.M. Cherrett. 1995. Fungal hyphae as a source of nutrients for the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. *Physiological Entomology*. 20: 1-6.
- Currie, C.R. & A.E. Stuart. 2001. Weeding and grooming of pathogens in agriculture by ants. *Proceedings of the Royal Society London B*. 268: 1033-1039.
- Evinson, S.E.F., A.G. Hart & D.E. Jackson. 2008. Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trail. *Animal Behaviour*. 75: 963-969.
- Feener, D.H. & K.A.G. Moss. 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 26: 17-29.
- Hart, A.G. & F.L.W. Ratnieks. 2001. Task partitioning, division of labor and nest compartmentalization collectively isolate hazardous waste in the leafcutting ant *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 49: 387-392.
- Holdridge, L. 1957. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*. 105: 367-368.

- Hudson, T.M., B.L. Turner, H. Herz & J.S. Robinson. 2009. Temporal patterns of nutrient availability around nests of leaf-cutting ants (*Atta colombica*) in secondary moist tropical forest. *Soil Biology & Biochemistry*. 41: 1088-1093.
- Kay, A. & S.W. Rissing. 2005. Division of foraging labor in ants can mediate demands for food and safety. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 58: 165-174.
- Linksvayer, T.A., A.C. McCall, R.M. Jensen, C.M. Marshall, J.W. Miner & M.J. McKone. 2002. The function of hitchhiking behavior in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Biotropica*. 34: 93-100.
- Orr, M.R. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 30: 395-402.
- Roces, F. & B. Hölldobler. 1995. Vibrational communication between hitchhickers and foragers in leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 37: 297-302.
- Wilson, E.O. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutting ants. II. The ergonomic optimization of leaf-cutting. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 7: 157-165.
- Wilson, E.O. 1983. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*): IV Colony ontogeny of *A. cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 14: 55-60.
- Wilson, E.O. 1984. The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 16: 89-98.

Cuadros y Figuras

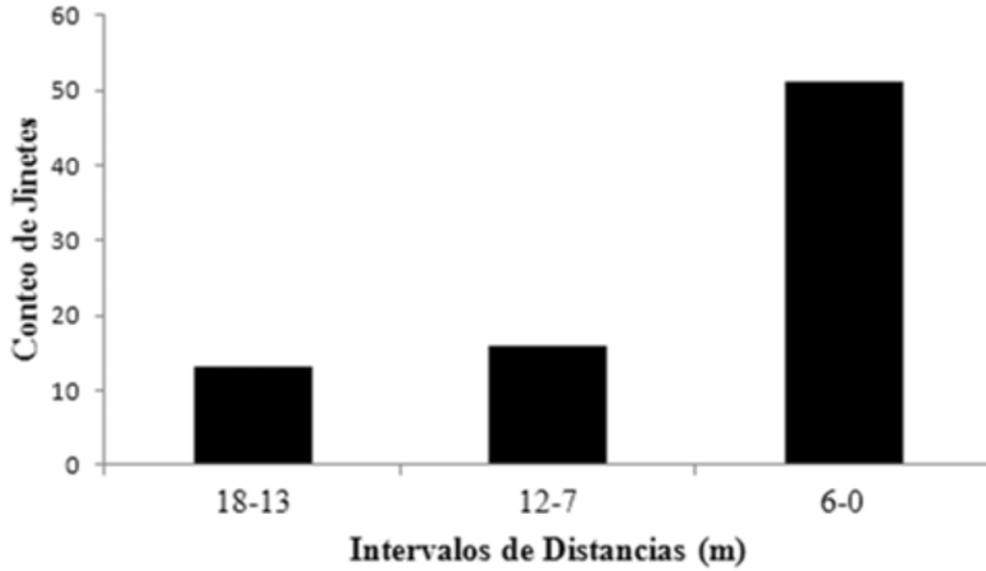


Fig. 1: Conteo de jinetes por hoja en diferentes distancias desde la entrada del nido. $X^2=30.85$, $gl=6$, $p<0.001$.

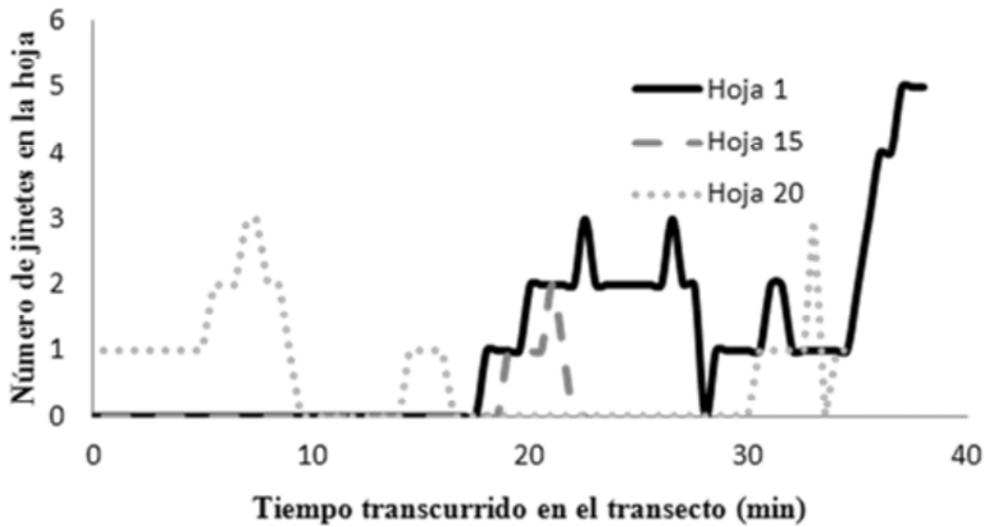


Fig. 2: Número de jinetes en la hoja por tiempo transcurrido desde que entró en el transecto en 3 de las hojas muestreadas.

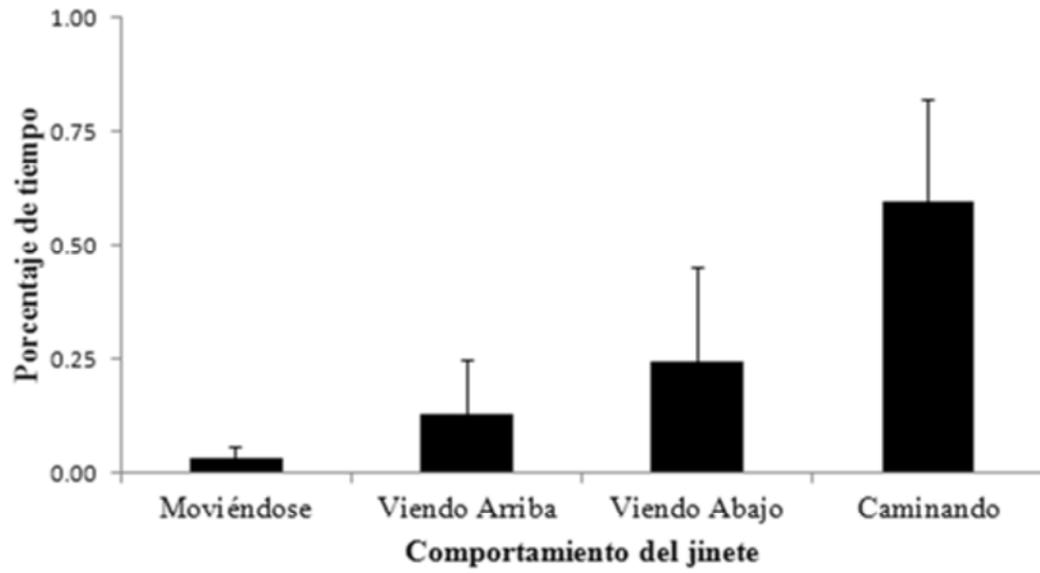


Fig. 3: Porcentaje promedio (\pm DE) de tiempo dedicado a distintos comportamientos del jinete durante el trayecto hacia el nido.

Efecto de factores abióticos en los patrones de actividad de cinco especies de dendrobátidos (Anura) en un bosque tropical.

Aldo Farah

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; farahaldo@gmail.com

Coordinadores: José Salazar, Beatriz Willink & Federico Bolaños.

Resumen: Los factores abióticos son importantes en el comportamiento de los anuros, aunque son pocos los estudios que se han realizado en el trópico en comunidades con especies simpátricas para evaluar los patrones de actividad y la respuesta a los factores abióticos. En un bosque tropical lluvioso, donde coexisten cinco especies de la familia Dendrobatidae, se realizaron observaciones durante tres días a lo largo de un transecto y sobre individuos focales durante 15 min. La actividad de canto a lo largo del día y la respuesta a los factores abióticos de *Silverstoneia flotator*, *Allobates talamancae*, *Dendrobates pumilio* y *Phyllobates lugubris* es similar a otros sitios, sin embargo no se observó *D. auratus* en el sitio. Por otra parte, la duración del canto en *D. pumilio* fue menor a lo reportado anteriormente. Los periodos de forrajeo están antes o después de los periodos de canto presumiblemente por el gasto energético que implica esta actividad. Los patrones de comportamiento están más afectados por los factores abióticos que por la competencia interespecífica aunque en aspectos puntuales como la duración del canto pueden tener un efecto.

Palabras Clave: Canto, Nubosidad, Precipitación, Temperatura, Veragua.

La disponibilidad de recursos y la competencia para acceder a estos determinan la capacidad que tienen las especies para coexistir en un mismo sitio (Smith & Smith 2002). Algunos estudios han tratado de describir el uso de los recursos en especies simpátricas de anuros (Brooke *et al.* 2000, da Rosa *et al.* 2002, Acuña Juncá & Eterovick 2007, Ross 2007, Sabagh & Carvalho-e-Silva 2008, Cajade *et al.* 2010, Ryan & Barry 2011), pero pocos se han enfocado en los patrones de actividad (Graves 1999, Gottsberger & Gruber 2004), o en la respuesta a los factores abióticos (Oseen & Wassersug 2002, Saenz *et al.* 2006).

Factores abióticos como la temperatura y la humedad, explican los patrones de diversidad en Costa Rica (Laurencio 2009), sitio con la mayor diversidad de anfibios por kilómetro cuadrado en el mundo (Kubicki 2008). Estos factores también son importantes en el comportamiento de los anuros, especialmente en la reproducción, aunque cada especie responde de manera específica (Zweifel 1968, Maneyro *et al.* 2008, Kaefer *et al.* 2009, Maciel & Juncá 2009, Maragno & Cechin 2009, Dias *et al.* 2011).

La mayoría de estudios realizados hasta ahora en patrones de comportamiento como respuesta a factores abióticos en especies simpátricas se llevaron a cabo en zonas templadas, siendo un componente importante en las conclusiones de los mismos, mientras en el trópico se desconoce la situación, excepto por Gottsberger & Gruber (2004). Por esto, se pretende caracterizar los patrones de comportamiento en respuesta a la temperatura, la nubosidad y la precipitación y la abundancia relativa de cada especie en un sitio donde varias especies de dendrobátidos se encuentren de manera simpátrica en un sitio del trópico.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio. —El estudio se llevó a cabo del 6 al 8 de Enero del 2012 en la reserva privada “Veragua Rain Forest” (9°56'42.10" N; 83°10'20.76" W) ubicada entre 200 y 450 m de altura en Limón, Costa Rica. La reserva cuenta con un área de 1300 ha limitando al sur con el Parque Internacional La Amistad.

En la región, la temperatura anual promedio es de $26^{\circ} \pm 2^{\circ} \text{C}$, yendo de Diciembre a Febrero los meses con menor temperatura y de Abril a Junio el periodo más caliente. La humedad relativa diaria se encuentra por encima del 85%, aunque en periodos secos puede bajar hasta un 60%. Según la estación meteorológica más cercana (IMN 2012), aproximadamente a 20 km (9°57' N; 83°01' W), la precipitación mensual promedio es de 305.58 (mm), siendo Setiembre y Octubre los meses con menor precipitación (159 y 199 mm respectivamente) mientras que Julio y Diciembre son los meses de mayor precipitación (443 mm). Estas condiciones ambientales dan origen a un bosque tropical húmedo. La evapotranspiración va de 4.5 mm diarios en las zonas más bajas a 2.5 mm en las zonas a 250 m de altura (Nieuwenhuyse 1996).

Especies de estudio. — La familia Dendrobatidae son ranas terrestres o semiacuáticas que se distribuyen desde el sur de Nicaragua hasta el Amazonas, así como en algunas islas del Caribe. La mayoría de las especies presentan hábitos diurnos y cuentan con toxinas dérmicas que obtienen del alimento. Un gran número de las especies presentan una coloración críptica, mientras un número menor presentan una coloración aposemática. Se reproducen en la vegetación y cuentan con algún grado de cuidado parental (Savage 2002, Saporito *et al.* 2011).

En la reserva se cuenta con la presencia de 5 de las 8 especies presentes en Costa Rica, siendo uno de los sitios con mayor diversidad de especies de esta familia en el Caribe costarricense. *Dendrobates pumilio*, *D. auratus* y *Phyllobates lugubris* son especies con una coloración aposemática. Las dos especies restantes, *Allobates talamancae* y *Silverstoneia flotator*, presentan una coloración críptica. Las cinco especies se distinguen fácilmente tanto por su coloración como por su canto, una descripción más detallada de ambos aspectos se da en Savage (2002).

Recolecta de datos. — Siguiendo el programa de monitoreo que se mantiene en la reserva sobre el sendero Gigantes a 250 m de altura, cinco personas recorrieron un mismo transecto de 145 m durante 15 min, cada persona registró el número de machos cantando de una especie. Durante el recorrido se registró la temperatura ambiental ($^{\circ}\text{C}$), y de forma categórica la nubosidad, según estuviera despejado, parcialmente nublado o completamente nublado. También se registró si estaba con lluvia o sin lluvia. Esto se repitió cada 45 min después de terminado el recorrido, desde las 6:00 hasta las 16:30 horas, los primeros dos días y hasta las 12:00 el tercer día. Por otra parte, se varió la especie que registraba cada persona durante cada transecto para evitar un condicionamiento al número de individuos cantando.

En medio de la realización de cada transecto, se observó un individuo focal durante 15 min, una vez ubicado el individuo se esperó para que este se habituara a la presencia del observador antes de iniciar las observaciones. Se registró el comportamiento de forma categórica. Las categorías que se registraron fueron: “Canto”, si el individuo se encontraba cantando y la duración (s), “Forrajeo” si se estaba alimentando y la frecuencia por minuto,

“Escondido” si estaba oculto o poco visible en medio de la hojarasca, “Giro” si había un cambio en la dirección a la que estaba de frente y “Desplazamiento” si se movía de lugar.

Análisis estadístico. — Mediante pruebas de chi cuadrado (χ^2) se comparó las abundancias por especie y el número de individuos cantando según las condiciones de nubosidad y de lluvia. Además se realizaron regresiones de Pearson correlacionando el número de individuos cantando por especie y la temperatura.

Resultados

Durante los tres días del estudio la temperatura varió entre 18 y 26 °C presentándose las tres condiciones de nubosidad, el primer día estuvo completamente nublado. El segundo día se encontraba parcialmente nublado hasta las 9:30 y a partir de ese momento se despejó completamente. Únicamente llovió durante el primer día, por lo que las combinaciones “parcialmente nublado con lluvia” y “despejado con lluvia” no se dieron durante el periodo de observación.

En el recorrido del transecto se realizaron un total de 484 registros pertenecientes a cuatro especies. El número de registros por especie fue diferente ($\chi^2=297.47$, g.l.=3, $p<0.01$). La especie con más registros fue *S. flotator* con 270, seguido por *D. pumilio* con 123, *A. talamancae* con 83, *P. lugubris* con 11. No se realizaron registros de *D. auratus* a pesar de observarlos en el sitio, aunque fuera del tiempo de muestreo por lo que se excluyó la especie del análisis.

Un mayor número de individuos de *S. flotator* ($\chi^2=106.86$, g.l.=3, $p<0.01$) y *A. talamancae* ($\chi^2=16.30$, g.l.=3, $p<0.01$) prefieren cantar cuando las condiciones son “completamente nublado con lluvia” (Fig. 1). Por el contrario, *D. pumilio* prefiere cantar cuando las condiciones son “despejado y sin lluvia” ($\chi^2=44.97$, g.l.=3, $p<0.01$). Los individuos de *P. lugubris* no muestran ninguna preferencia cuando se evalúan ambos factores juntos ($\chi^2=5.36$, g.l.=3, $p=0.15$) pero si muestran una preferencia por condiciones de alta nubosidad cuando se evalúa únicamente este factor ($\chi^2=15.85$, g.l.=2, $p<0.01$).

La actividad de *S. flotator* y de *P. lugubris* presentan una relación inversa con la temperatura ($R^2=0.17$ y $R^2=0.26$ respectivamente) disminuyendo más rápidamente la actividad de *P. lugubris* (Fig. 2). Por otra parte, la actividad de *A. talamancae* no está relacionada con la temperatura ($R^2=0.004$), mientras que en *D. pumilio* se presenta una relación positiva y es la especie cuya actividad se encuentra más relacionada con la temperatura ($R^2=0.26$).

A lo largo del día más individuos de *S. flotator* cantan antes de las 9:00 y después de las 13:30 presentándose poca o ninguna actividad en el periodo en medio de estas. Caso contrario ocurre con *D. pumilio* donde el mayor número de individuos cantando se registró entre las 9:00 y las 12:00. *A. talamancae* presentó una actividad similar a lo largo del día hasta las 14:15, disminuyendo posteriormente. Por último, *P. lugubris* no se mostró activa durante la mañana pero si en la tarde, siendo detectado un mayor número al final de la tarde a las 16:30 (Fig. 3).

Por otra parte, se observaron 36 individuos focales de *D. pumilio*, 16 de *S. flotator*, 8 de *A. talamancae* y solo un individuo de *P. lugubris*, por esta razón se excluyó de esta parte del análisis. La duración del canto en *S. flotator* fue mayor entre las 6:00 y las 7:00 alcanzando su punto más bajo a las 7:30, duración similar a la observada conforme

avanzaba la mañana. Caso contrario ocurre con la alimentación que alcanza la frecuencia más alta a las 7:30 y mantiene un valor más bajo a las 9:00 y 10:00. Los otros tres comportamientos también alcanzan un máximo a las 7:00 disminuyendo rápidamente. “Escondido” mantiene una actividad alta hasta las 8:00 posteriormente no se registró más. “Desplazamiento” y “Girar” disminuyen rápidamente después de las 7:00 pero se mantienen presente a lo largo de la mañana (Fig 4).

En el caso de *A. talamancae* solo se observó a un individuo cantando por 3 s y ninguno se observó alimentándose. Los máximos valores de “Desplazamiento” y “Girar” se observaron a las 9:30 y 10:00. El comportamiento “Escondido” se presentó una vez durante la mañana aunque aumentó a las 13:00 (Fig 5).

En *D. pumilio* los tiempos de canto y las frecuencias de forrajeo presentan una relación inversa. El punto máximo de “Canto” se alcanzó a las 10:00 mientras que el de forrajeo se alcanza tanto a las 7:30 como a las 13:00. En esta especie se registraron los valores más altos para los otros tres comportamientos, manteniéndose muy activa desde las 9:00 hasta las 13:30 (Fig 6).

Discusión

La diversidad de dendrobatidos en esta zona es muy alta si se compara con otros sitios del Caribe costarricense. En Guayacán, Kubicki (2008) reporta cuatro especies, en La Selva y Tortuguero se reportan dos especies (Donnelly 1994), mientras que solo se reporta una especie en Tirimbina (Hilje & Aide 2012). Por otra parte los registros indican que *S. flotator* y *D. pumilio* son las especies con mayor abundancia, mientras que *D. auratus* es la menos abundante. Sin embargo estos resultados podrían no ser definitivos por el corto tiempo de muestro, las condiciones climatológicas y la metodología utilizada.

Los patrones de actividad observados como respuesta a los factores abióticos no difieren con los reportados anteriormente, aunque si los periodos de tiempo. *S. flotator* es más activa temprano en la mañana y en la tarde después de la caída de agua (Ibáñez & Smith 1995, Savage 2002). En Panamá, estos periodos son entre las 8:00-10:00 y 14:00-16:00, probablemente porque su pequeño tamaño la hace susceptible a la deshidratación, por lo que evita los momentos con mayor temperatura (Navas 1996). Comparado con este estudio, el pico de actividad matutino se da dos horas más tarde durante la mañana pero en el mismo periodo durante la tarde aunque siempre en relación negativa con la temperatura.

Durante el momento que más individuos están cantando, también se observa un cambio de actividad ya que disminuye la duración del canto por individuo y aumenta la frecuencia de forrajeo. Esto puede darse como una consecuencia del alto costo energético que implica competir con otros machos prolongadamente (Wells & Schwartz 2006), siendo necesario alimentarse y con esto aumentar los comportamientos de movimiento activo como se observó en este caso.

A. talamancae es más activa en periodos de baja luminosidad, sin importar el momento del día (Savage 2002). En un estudio en Panamá, este periodo se dio durante la tarde (Navas 1996), mientras en este caso fue una actividad constante durante la mañana hasta empezar la tarde principalmente durante el primer día, aunque con un pico cerca de las 7:30.

En *D. pumilio* se han registrado diferentes periodos de actividad durante la mañana. Estos periodos están dentro del ámbito de las 6:00-10:00 (Graves 1999). En ese caso, la actividad disminuyó a las 9:15 pero la temperatura fue mayor que en este estudio, ya que osciló entre 23-30 °C, pudiendo limitar la actividad más temprano. Sin embargo, Graves *et al.* (2005) señala una duración máxima de 35 s en el canto, que contrasta con los 20 s máximos observados en este caso. Esto puede deberse a diferencias de canto entre poblaciones (Kubicki 2007, Laiolo 2011) o a un efecto de la presencia de las otras especies. Un efecto conocido en situaciones donde hay canto tanto de *D. pumilio* como de *P. lugubris*, es la disminución en la frecuencia de canto en *D. pumilio* por un aumento en el costo energético al competir con más ruido (Wong *et al.* 2009).

Por otra parte, el periodo de forrajeo coincide parcialmente con lo reportado por (Staudt *et al.* 2010), quienes reportan un mayor forrajeo entre las 10:00 y las 11:00 en un bosque primario y hasta las 12:00 en un bosque secundario, pero no hacen mención de un periodo de forrajeo previo al canto, como si ocurre en este caso.

La mayor actividad de *P. lugubris* se da en las horas de la tarde cuando la temperatura es más estable y hay mucha nubosidad. Esta especie también es de un tamaño pequeño por lo que la desecación también puede ser una limitante aunque no con la misma intensidad que en *S. flotator*.

D. auratus prefiere sitios con alta humedad y baja luminosidad para estar activa (Cajade *et al.* 2010), condiciones que se dieron el primer día por lo que se puede descartar la falta de estas como la razón por la cual no se detectó durante el estudio. Otras posibilidades son que la población en el sitio sea muy pequeña y por esto sea difícil de ubicar, o el método por el cual se hicieron las observaciones no sea el más adecuado para ubicar a esta especie por el tipo de canto (Federico Bolaños com. pers.).

A pesar de la similitud en las historias de vida de estas especies, los patrones de comportamiento están influidos de diferentes maneras por las condiciones ambientales. Por ejemplo: el número de individuos activos de *S. flotator* aumenta cuando hay lluvia y está completamente nublado; al igual que en *D. pumilio* cuando hay menor nubosidad.

Los factores abióticos agrupan la actividad de las especies simpátricas según las estrategias reproductivas (Oseen & Wassersug 2002, Gottsberger & Gruber 2004, Saenz *et al.* 2006, Ross 2007) y junto con el riesgo de depredación son más determinantes en la selección del sitio reproductivo que la competencia interespecífica (Indermaur *et al.* 2010). Los resultados de este trabajo apoyan que la competencia interespecífica tiene un peso menor que los factores abióticos en la vida de los dendrobátidos simpátricos. Aunque algunas propiedades del canto, como la duración, parecen ser afectadas en estas condiciones.

Agradecimientos

Se agradece a la Reserva Veragua Rainforest por las facilidades brindadas en el sitio de estudio. A Federico Bolaños, Jorge Lobo, Eduardo Chacón, José Salazar y Beatriz Willink por su apoyo y las observaciones realizadas que ayudaron a mejorar este trabajo. Por último a todos los compañeros del curso que hicieron posible este trabajo.

Bibliografía

- Acuña Juncá, F. & P. C. Eterovick. 2007. Feeding ecology of two sympatric species of Aromobatidae, *Allobates Marchesianus* and *Anomaloglossus Stepheni*, in Central Amazon. *Journal of Herpetology* 41:301-308.
- Brooke, P. N., R. A. Alford & L. Schwarzkopf. 2000. Environmental and social factors influence chorusing behaviour in a tropical frog: examining various temporal and spatial scales. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49:79-87.
- Cajade, R., E. F. Schaefer, M. I. Duré & A. I. Kehr. 2010. Trophic and microhabitat niche overlap in two sympatric dendrobatids from La Selva, Costa Rica. *Cuadernos de Herpetología* 24:81-92.
- Dias, I. R., D. Rödder, F. Weinsheimer, A. Kwet & M. Solé. 2011. Description of the advertisement call of *Phasmahyla spectabilis* Cruz, Feio & Nascimento, 2008 (Anura: Phyllomedusinae) with comments on its distribution & reproduction. *Zootaxa* 2767:59-64.
- Donnelly, M. A. 1994. Amphibians, pp 380-381. *In* La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest, eds. L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, & G. S. Hartshorn. University of Chicago Press, Chicago.
- Gottsberger, B. & E. Gruber. 2004. Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. *Journal of Tropical Ecology* 20:271-280.
- Graves, B. M. 1999. Diel activity patterns of the sympatric poison dart frogs, *Dendrobates auratus* & *D. pumilio*, in Costa Rica. *Journal of Herpetology* 33:375-381.
- Graves, B. M., K. A. Stanley & E. A. Gardner. 2005. Correlates of vocal display in a Costa Rican population of strawberry poison-dart frogs, *Dendrobates pumilio*. *Society for the Study of Amphibians and Reptiles* 39: 101-107.
- Hilje, B. & T. M. Aide. 2012. Recovery of amphibian species richness and composition in a chronosequence of secondary forests, northeastern Costa Rica. *Biological Conservation* 146:170-176.
- Ibáñez, R. & E. M. Smith. 1995. Systematic Status of *Colostethus flotator* and *C. nubicola* (Anura: Dendrobatidae) in Panama. *Copeia* 1995:446-456.
- Indermaur, L., M. Schaub, J. Jokela, K. Tockner & B. R. Schmidt. 2010. Differential response to abiotic conditions and predation risk rather than competition avoidance determine breeding site selection by anurans. *Ecography* 33:887-895.
- Instituto Meteorológico Nacional. 2012. Estación Meteorológica 3, Limón. Disponible en: http://www.imn.ac.cr/IMN/MainAdmin.aspx?__EVENTTARGET=ClimaCiudad&CIUDAD=14. Accedido el: 22 Marzo 2012.
- Kaefer, I. L., C. Both & S. Z. Cechin. 2009. Breeding biology of the rapids frog *Limnomedusa macroglossa* (Anura: Cycloramphidae) in southern Brazil. *Journal of Natural History* 43:1195-1206.
- Kubicki, B. 2007. Ranas de Vidrio, Costa Rica. INBio, Costa Rica.
- Kubicki, B. 2008. Amphibian diversity in Guayacán, Limón province, Costa Rica. *Brenesia* No. 69: 35-42.

- Laiolo, P. & A. Arroyo-Solís. 2011. La fragmentación del hábitat como determinante de la diferenciación de los sistemas de comunicación animal. *Ecosistemas* 20: 46-53.
- Laurencio, D. E. 2009. Environmental correlates to amphibian and reptile diversity in Costa Rica. Master thesis, Texas A & M University.
- Maciel, T. A. & F. Acuña Juncá. 2009. Effects of temperature and volume of water on the growth and development of tadpoles of *Pleurodema diplolister* and *Rhinella granulosa* (Amphibia: Anura). *Zoologia (Curitiba)* 26:413-418.
- Maneyro, R., D. Núñez, C. Borteiro, M. Tedros & F. Kolenc. 2008. Advertisement call and female sexual cycle in Uruguayan populations of *Physalaemus henselii* (Anura, Leiuperidae). *Iheringia. Série Zoológica* 98:210-214.
- Maragno, F. P. & S. Z. Cechin. 2009. Reproductive biology of *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae) in the subtropical climate, Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia. Série Zoológica* 99:237-241.
- Navas, C. A. 1996. The effect of temperature on the vocal activity of tropical anurans: a comparison of high and low-elevation species. *Journal of Herpetology* 30:488-497.
- Nieuwenhuysse, A. 1996. Soils, Geology, and Soil-related Sustainability Aspects of the Perhumid Tropical Limon Basin, Costa Rica. CATIE, Guápiles, Costa Rica.
- Oseen, K. & R. Wassersug. 2002. Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. *Oecologia* 133:616-625.
- da Rosa, I., A. Canavero, R. Maneyro, D. E. Naya & A. Camargo. 2002. Diet of four sympatric anuran species in a temperate environment. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 13:12-20.
- Ross, S. G. 2007. Biotic and abiotic factors affecting calling activity at traditional breeding ponds of Puerto Rican crested toads (*Bufo [Peltophryne] lemur*) in Quebradillas, Puerto Rico. Tesis de M. Sc., University of Puerto Rico, Puerto Rico.
- Ryan, M. J. & D. S. Barry. 2011. Competitive interactions in phytotelmata-breeding pools of two poison-dart frogs (Anura: Dendrobatidae) in Costa Rica. *Journal of Herpetology* 45:438-443.
- Sabagh, L. T. & A. M. P. T. Carvalho-e-Silva. 2008. Feeding overlap in two sympatric species of *Rhinella* (Anura: Bufonidae) of the Atlantic Rain Forest. *Revista Brasileira de Zoologia* 25.
- Saenz, D., L. A. Fitzgerald, K. A. Baum & R. N. Conner. 2006. Abiotic correlates of anuran calling phenology: the importance of rain, temperature, and season. *Herpetological Monographs* 20:64-82.
- Saporito, R. A., M. A. Donnelly, T. F. Spande & H. M. Garraffo. 2011. A review of chemical ecology in poison frogs. *Chemoecology*.
- Savage, J. M. 2002. The Amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas. University of Chicago Press.
- Smith, R. L. & T. M. Smith. 2002. *Elements of Ecology*, 5th edition. Benjamin-Cummings Pub Co.

- Staudt, K., S. M. Ospina, D. Mebs & H. Pröhl. 2010. Foraging behaviour and territoriality of the strawberry poison frog (*Oophaga pumilio*) in dependence of the presence of ants. *Amphibia-Reptilia* 31:217-227.
- Wells, K. & J. Schwartz. 2006. The behavioral ecology of anuran communication, pp 44-86. *In* P.M. Narins, A. S. Feng, R. R. Fay & A. N. Popper (eds.). *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. New York, United States.
- Wong, S., H. Parada & P. M. Narins. 2009. Heterospecific acoustic interference: effects on calling in *Oophaga pumilio*. *Biotropica* 41:74-80.
- Zweifel, R. G. 1968. Reproductive biology of anurans of the arid Southwest, with emphasis on adaptation of embryos to temperature. *Bulletin of the American Museum of Natural History* no. 140:1-64.

Cuadros y Figuras

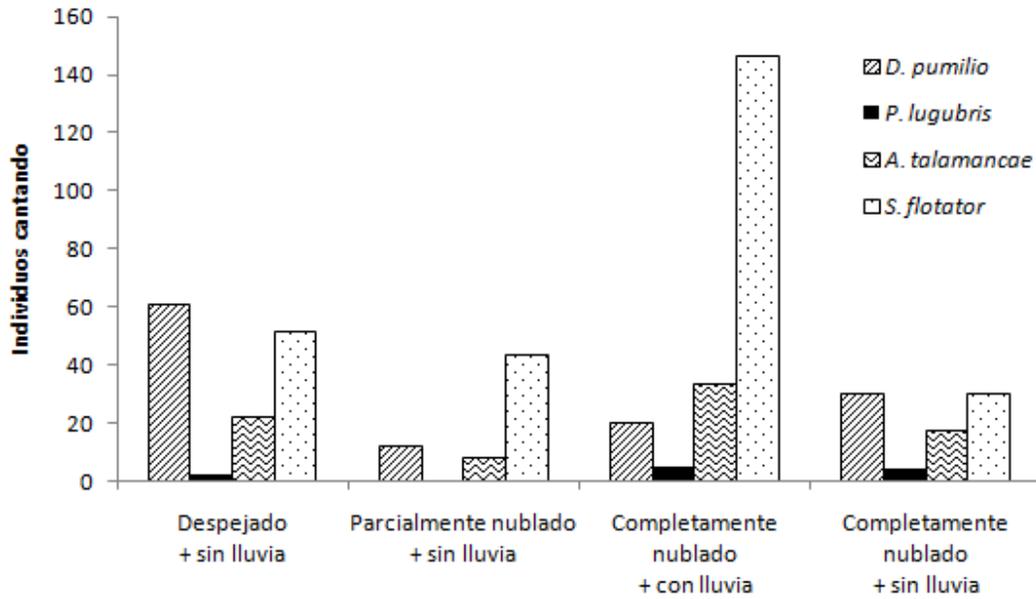


Fig. 1: Número total de registros de canto por especie según las condiciones de nubosidad y precipitación del 6-8 de Enero en Veragua, Costa Rica.

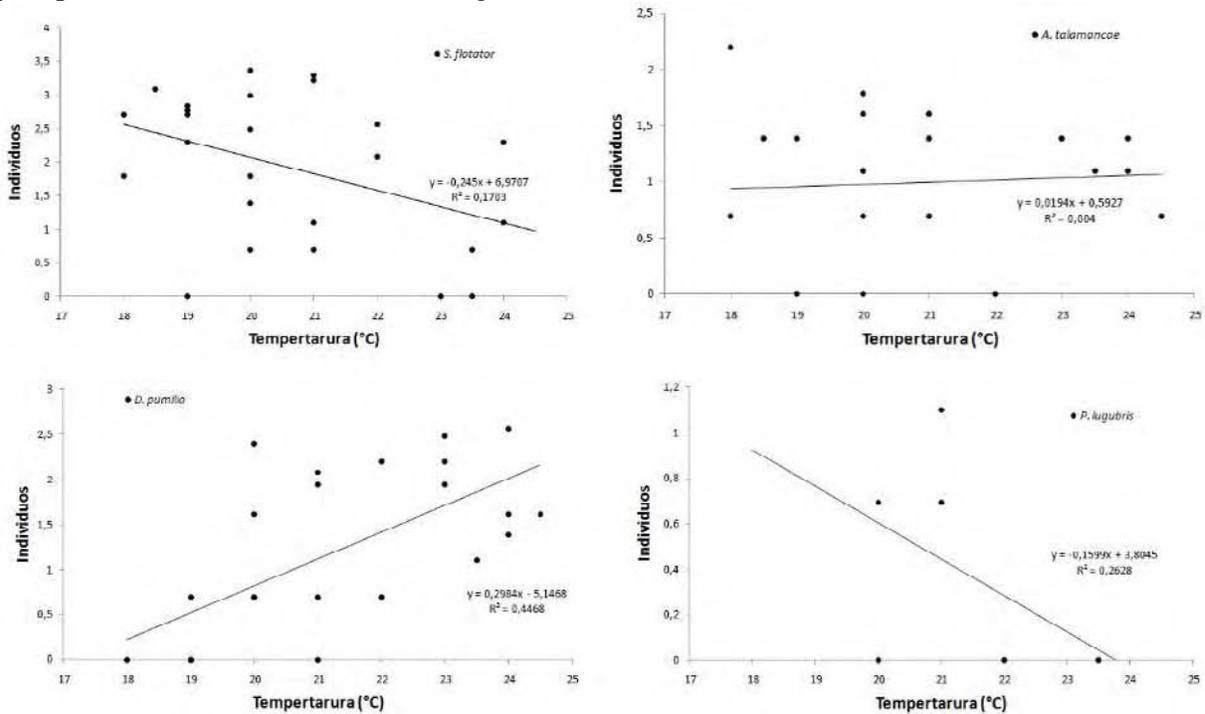


Fig. 2: Transformación logarítmica del número de individuos registrados cantando según la temperatura por especie del 6-8 de Enero en Veragua, Costa Rica.

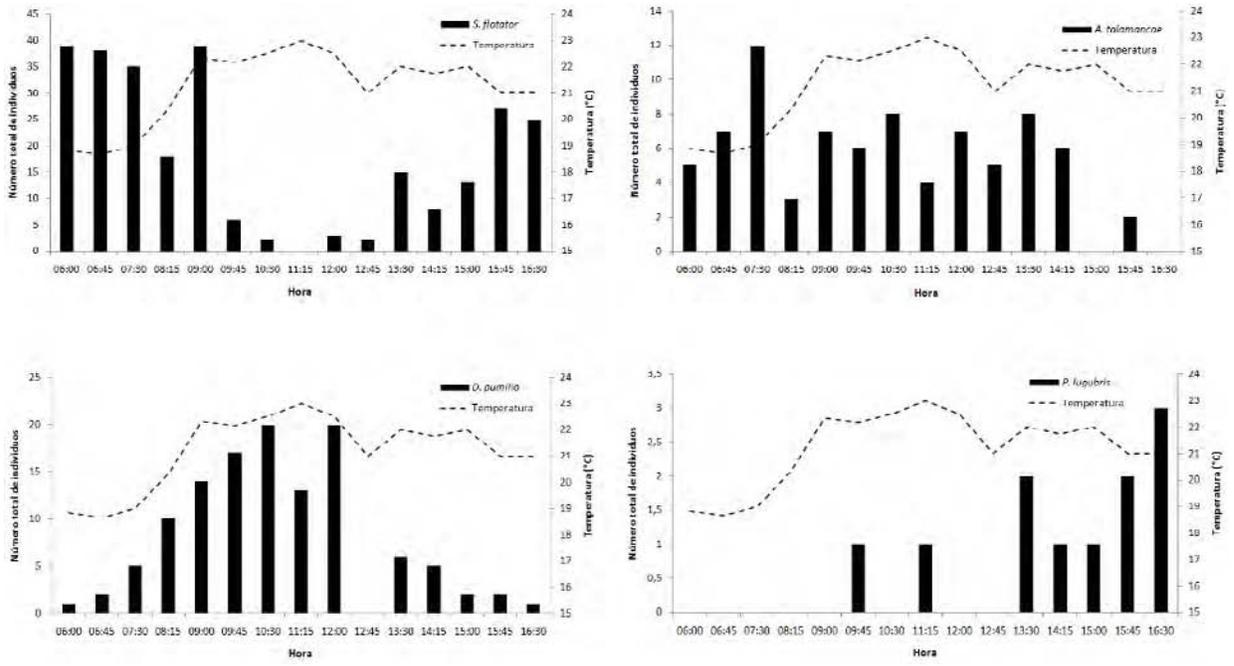


Fig. 3: Número de individuos registrados por especie y la temperatura según la hora del 6-8 de Enero en Veragua, Costa Rica.

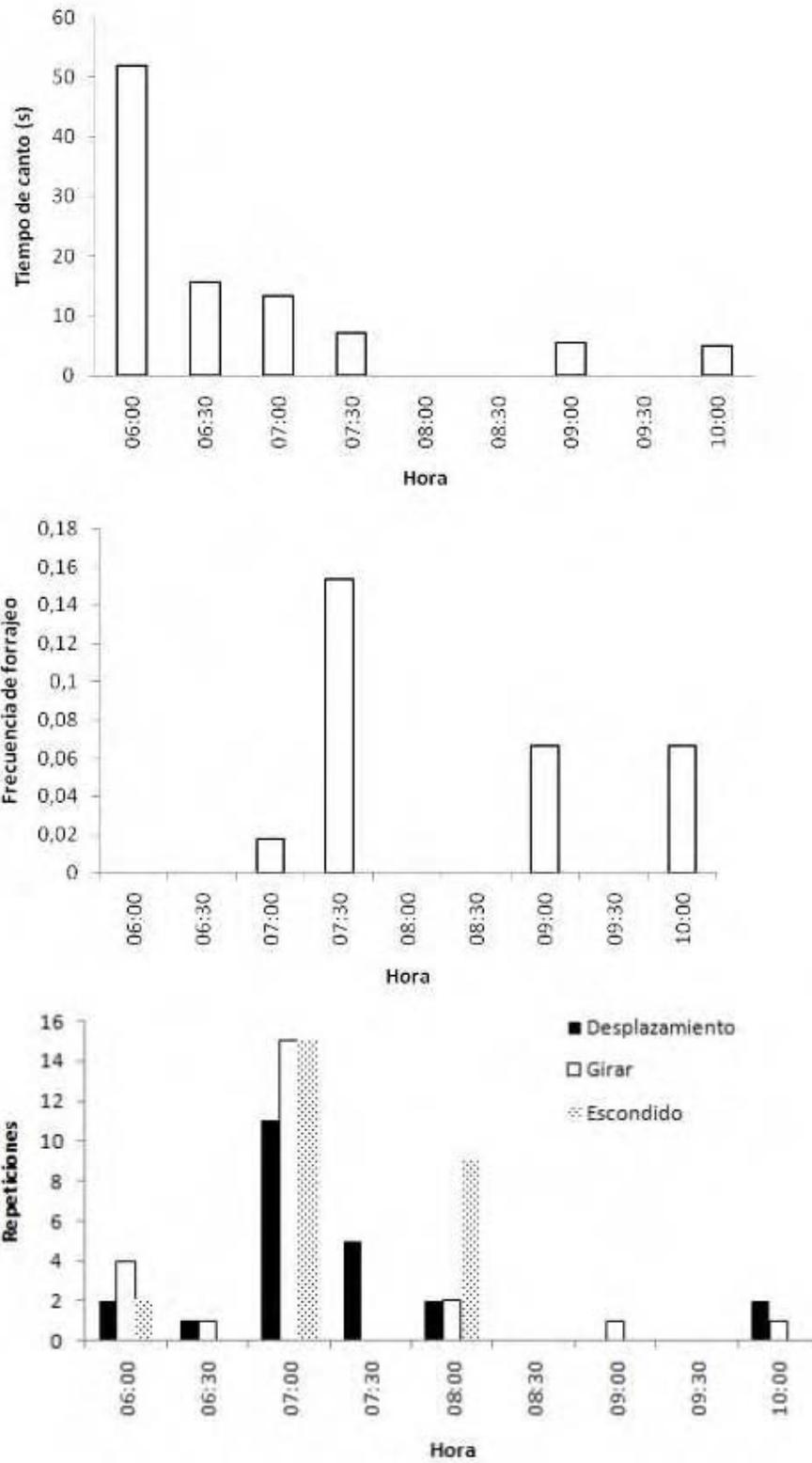


Fig. 4: Patrones de actividad de *S. flotator* del 6-8 de Enero en Veragua, Costa Rica.

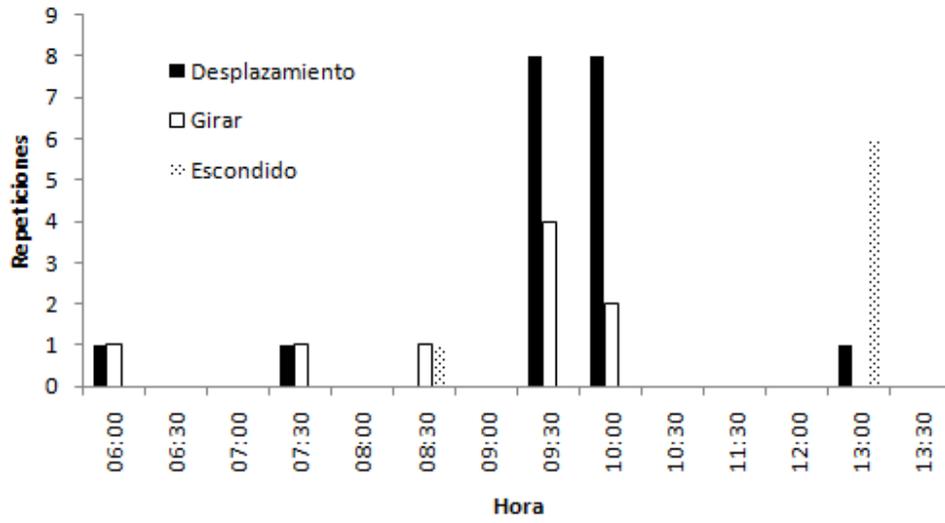


Fig. 5: Patrones de movimiento de *A. talamancae* del 6-8 de Enero en Veragua, Costa Rica.

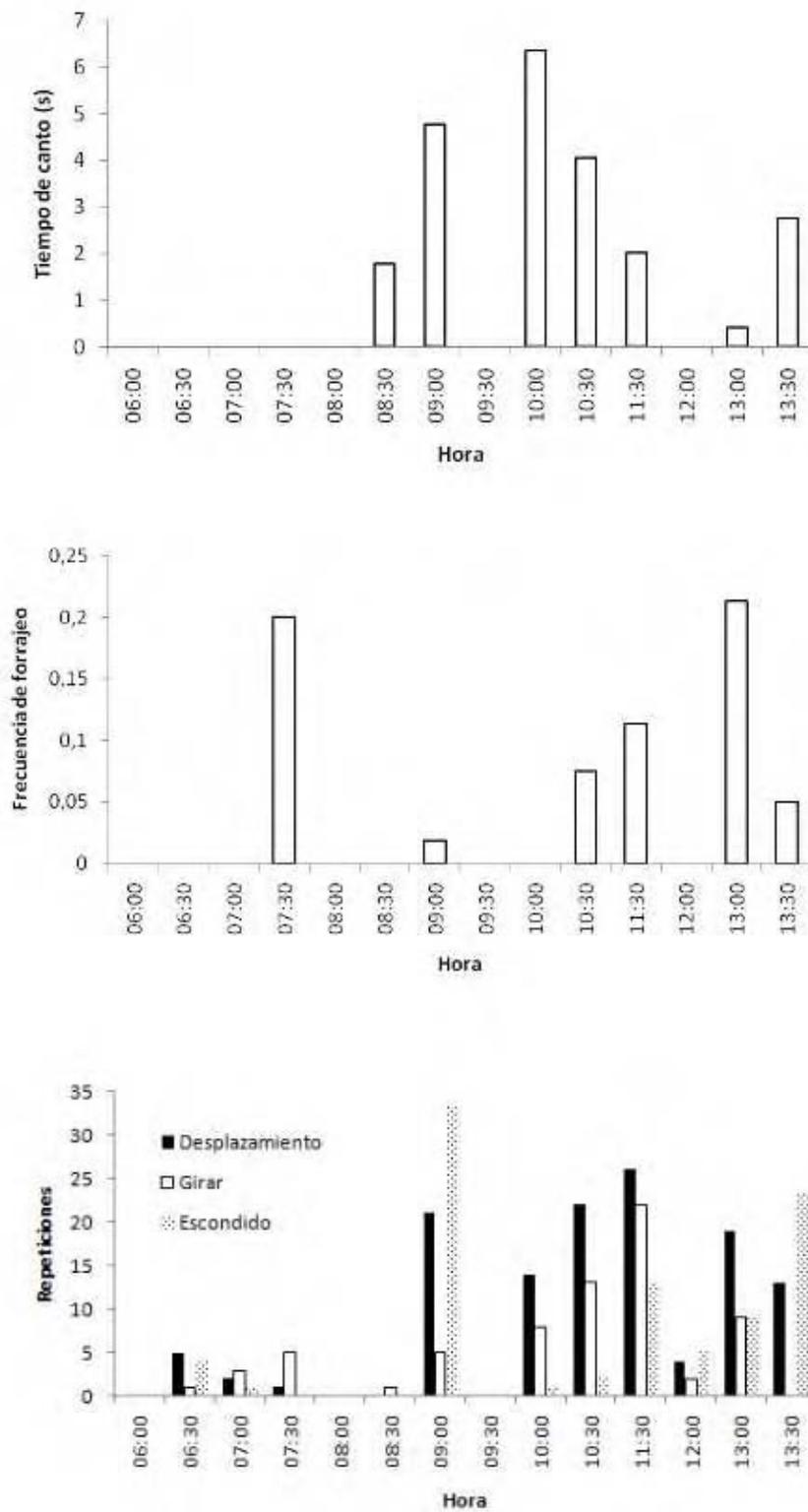


Fig. 6: Patrones de actividad de *D. pumilio* del 6-8 de Enero en Veragua, Costa Rica.

Las tiendas del murciélago *Vampyressa nymphaea* en *Carpotroche platyptera* (Salicaceae) disminuyen la herbivoría y la producción de frutos?

Arlet Quirós-Calvo

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; quirosarlet@gmail.com.

Coordinador: Bernal Rodríguez-Herrera

Resumen: La herbivoría en la plantas presenta diversas consecuencias, tanto negativos como positivos, como lo son la reducción de su tasa fotosintética, o el facilitamiento de la dispersión de sus semillas. *Carpotroche platyptera* es un arbusto que se caracteriza por sus frutos rojos, el murciélago *Vampyressa nymphaea* crea refugios en las plantas de este arbusto. Esta investigación pretende determinar si existe algún efecto de las tiendas de *V. nymphaea* en la herbivoría y la producción de frutos en *C. platyptera*. El sitio de estudio fue la Reserva Privada Veragua Rainforest ubicada en Limón, Costa Rica, en el sendero Los Gigantes, en donde se buscaban al azar *C. platyptera* con o sin tiendas y se tomaban muestras de nueve hojas, se procesaron mediante Image J®, y se determinaba su porcentaje de herbivoría, además se contaron el número de frutos por árbol. Se encontraron 30 individuos en un área de 6000m², 19 de estos con tiendas. No se encontró un efecto en la construcción de tiendas por *V. nymphaea* ($F_{1,28}=0.005$, $p=0.94$), pero se encontró que en las hojas viejas había un mayor porcentaje de herbivoría ($F_{2,56}=3,67$, $p=0.03$). No se encontró efecto de las tiendas en la producción de frutos en *C. platyptera* ($F_{1,30}=0.66$, $p=0.42$). Si bien no se encontró un efecto sobre la herbivoría se obtienen mayores porcentajes de esta en las hojas que no presentan refugios, además la planta al invertir en defensas químicas y en crecimiento posiblemente reduce drásticamente la producción promedio de frutos, aún cuando no se obtuvieran diferencias significativas. Se recomienda aumentar el tamaño muestral y una toma de muestras de frutos por cada rama, para obtener una mayor claridad en los resultados.

Palabras clave: defoliación, murciélagos, Flacourtiaceae, Phyllostomidae, defensas químicas.

La herbivoría es el proceso en el cual los consumidores primarios se alimentan de plantas, puede ser hojas, frutos, entre otros. Los efectos de la herbivoría muchas veces se han reportado como negativos (Stone & Bacon 1995) debido principalmente a la reducción del área foliar fotosintéticamente activa que sufren las plantas. Las consecuencias de la herbivoría sobre la planta varían dependiendo de cada especie y de su intensidad, además puede causar una disminución en la producción de biomasa y en su éxito reproductivo (Huntly 1991). El hecho de alimentarse de las plantas tiene consecuencias de supervivencia, tanto para los vegetales como para los herbívoros. La substracción de tejidos vegetales, hojas, corteza, tallos, raíces y savia influye sobre la capacidad de la planta para sobrevivir, aunque no sea consumida por completo (Granados-Sánchez *et al.* 2008).

La especie *Carpotroche platyptera* es un árbol o arbusto, de altura de 1-10 m. Tiene hojas alternas; peciolo de 3-5 cm, engrosado hacia el ápice, lámina de 10-60x3-18 cm, la lámina foliar de subentera a crenada, sus frutos rojizos o anaranjados son muy conspicuos y se caracteriza por sus frutos rojos. Se encuentra en la Vertiente Atlántica y en la Pacífica: en Puriscal, Acosta, Quepos y San Isidro, Pacífico Sur, por debajo de los 800m de elevación, en bosques húmedos (González 2005).

Para los murciélagos el refugio representa un factor importante en su vida pues le brinda protección de depredadores, de las inclemencias del clima, y les permite regular su temperatura (Kunz 1982). Existe una gran variedad de refugios para murciélagos, tales como cuevas, troncos huecos, fisuras en rocas y construcciones humanas; sin embargo, la mayoría utiliza plantas (Kunz & Lumsden 2003). En nuestro país hay 112 especies de murciélagos, de los cuales 10 utilizan tiendas pero no necesariamente las construyen en hojas. Los murciélagos que realizan sus refugios en tiendas muerden la hoja hasta darle forma que ellos desean (Rodríguez-Herrera *et al.* 2011). La especie en estudio *Vampyressa nymphaea* pertenece a la subfamilia Phyllostomidae, se encuentra las tierras bajas y medias hasta los 900 m, además se ha reportado en el área de Conservación Amistad Caribe (Rodríguez-Herrera & Tschapka 2005).

Nuestro objetivo fue determinar el efecto de la construcción de los refugios de murciélagos en la herbivoría y el número de frutos producidos en *Carpotroche platyptera*. Es decir; si la construcción de refugios de murciélagos tiene un efecto en la herbivoría de *C. platyptera*, y en el número de frutos producidos en *C. platyptera*. Se espera que el porcentaje de herbivoría sea menor en las plantas que presentan hojas modificadas como tiendas y que haya una disminución en la producción de frutos. Según Granados-Sánchez *et al.* (2008) esto se debe a que la planta cambia su apariencia, disminuyendo el atractivo para los herbívoros, además de la producción de defensas químicas que alejan los herbívoros, ya que el cambio en la estructura de las hojas disminuye la producción de frutos al darse una reducción en la tasa metabólica de la planta para sustituir las hojas dañadas.

Materiales y métodos

El estudio se realizó en la Reserva Privada Veraguas Rainforest, ubicada en el Brisas de Veragua, Río Blanco, Limón, Costa Rica (09°59'27" N; 83°07'56" O), Este lugar presenta una altitud promedio de 420 m; presenta un bosque tropical húmedo, además presenta un gradiente altitudinal de 600 m aproximadamente (Holdridge 1967). Se recorrió el Sendero Los Gigantes, en un área de 6000 m² aproximadamente, buscando individuos de *C. platyptera*. Para cada uno se determinó si tenían tienda o no. Luego se midió la altura aproximada. Se contó también el número de grupos terminales de hojas y el número de frutos (maduros o inmaduros). De cada árbol se escogió un grupo de seis hojas al azar. En el caso de los que tenían tiendas, se tomó el grupo de hojas en el que el refugio se había construido. A cada grupo se le tomó tres hojas al azar: una de las hojas más bajas del grupo, una de las del medio y otra de las superiores. Cada hoja se fotografió y se midió el área total con Image J[®], rellenando los espacios faltantes. Luego se midió el área de las partes faltantes para obtener el área que fue comida.

Se realizaron análisis de varianza de mediciones repetidas (ANDEVA) para determinar si existe algún efecto de la presencia de tiendas de murciélagos en el porcentaje de herbivoría entre las hojas determinadas como viejas, medias y nuevas según la ubicación en la planta y en la producción de frutos de *C. platyptera*.

Resultados

Se encontraron 30 árboles en total de *C. platyptera* (Densidad=50 árboles/ha), 19 no presentaron tiendas, 11 presentaban tiendas, y ninguno con presencia de murciélagos. No hubo diferencia en el porcentaje de herbivoría en plantas de *C. platyptera* con tiendas y plantas sin tiendas de *V. nymphaea* (Fig. 1; $F_{1,28}=0.005$, $p=0.94$). Sin embargo, se encontró

que entre más maduras las hojas había un mayor porcentaje de herbivoría (Fig. 2; $F_{2,56}=3,67$, $p=0.03$)

No se encontró un efecto de la presencia de las tiendas en la producción de frutos. Sin embargo, las plantas que no presentaban tiendas tuvieron una mayor producción de frutos (Fig. 3; $F_{1,30}=0.66$, $p=0.42$).

Discusión

En esta investigación no se observó un efecto notable en la herbivoría provocada por *V.nymphaea* debido a la construcción de tiendas-refugios en *C. platyptera*. Rodríguez-Herrera *et al.* (2011) en un estudio realizado en la Reserva Biológica La Tirimbina, Sarapiquí, Costa Rica, encontraron que el promedio de vida de una hoja de la especie *Heliconia* modificada por *Ectophylla alba* es reducida de forma negativa un 88% con respecto al promedio de una hoja normal, un efecto similar al producido por la herbivoría. Además *Ectophylla* y *Vampyressa* pertenecen a la subfamilia Phyllostominae y a la tribu Sternodermatini, por lo que se encuentran relacionados filogenéticamente (Timm 1987). Esta relación entre murciélagos permite comparar el efecto de las tiendas en *C. platyptera* con *Heliconia*, posiblemente haciéndoles daño de una forma similar.

Con respecto a la edad de las hojas, es decir, la ubicación-estructura de la planta, se encontró que las hojas viejas presentaban mayor porcentaje de herbivoría, posiblemente por presentar mayor tiempo de exposición a los depredadores. Además se observaron diferencias de herbivoría en plantas con o sin tienda mayormente en las hojas de mediana edad (que serían las hojas más aptas para mostrar en efecto de la herbivoría en plantas con o sin tiendas, pues en las hojas viejas no sabríamos con certeza si habrían sufrido antes algún tipo de depredación y en las hojas nuevas que llevan menos tiempo de exposición no sabríamos con certeza que sucedió con respecto al porcentaje de herbivoría). Se puede observar que las hojas de mediana edad tienen una diferencia marcada en sus promedios, siendo mayores los porcentajes de herbivoría en las hojas sin tienda, lo cual nos sugiere que puede existir un efecto beneficioso de las tiendas en *C. platyptera* posiblemente por su cambio en la apariencia, y por la producción de defensas químicas como fenoles, alcaloides, terpenos, que pueden resultar poco atractivos para los depredadores (Braekman *et al.* 1998).

Las plantas reaccionan a la pérdida o daño de sus hojas con un incremento en la tasa de crecimiento, consumiendo sus reservas energéticas que de otra manera hubieran sido invertidas en su crecimiento y reproducción (Granados-Sánchez *et al.* 2008). La herbivoría también hace que la planta invierta energéticamente en la producción de defensas químicas contra los depredadores (Ballina-Gómez *et al.* 2008), por lo que se puede apoyar la tendencia vista en esta investigación en la cual se reduce la producción promedio de frutos en las plantas de *C. platyptera* que presentan tiendas o refugios de murciélagos y además presentan un menor promedio de herbivoría.

No se encuentra un efecto de las tiendas de *V. nymphaea* en la herbivoría ni en la producción de frutos en las plantas de *C. platyptera*. Se encuentra pero sí ciertas tendencias que no se deben menospreciar para futuras investigaciones, posiblemente para una extensión de este trabajo. Es importante aumentar el tamaño muestral, el realizar conteo de frutos por rama y no por árbol, para tener un control mayor sobre la distribución de estos y de los recursos en la plantas. Además realizar mediciones de defensas químicas producidas

por las plantas, para esclarecer de una mejor forma la reacción de *C. platyptera* en la producción de refugios en sus hojas por parte de *V. nymphaea*.

Bibliografía

- Ballina-Gómez, H.S., S. Iriarte-Vivar, R. Orellana & L.S. Santiago. 2008. Crecimiento, supervivencia y herbivoría de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae), una especie del sotobosque neotropical. *Revista Biología Tropical* 56: 2055-2067.
- Braekman, J. C., D. Dalozé, J. M. Pasteels. 1998. Alkaloids in animals, pp. 349-78. *In: M.F. Roberts & M. Wink (eds.). Alkaloids: Biochemistry, Ecology and Medicinal Applications* Plenum, New York, EEUU.
- González, J. 2005. Plantas comunes de la Reserva Biológica Hitoy Cerere Costa Rica. Santo Domingo de Heredia, C.R. INBio, Costa Rica.
- Granados-Sánchez, D., P. Ruíz-Puga, & H. Barrera-Escorcía. 2008. Ecología de la herbivoría. *Chapingo* 14:51-63.
- Holdridge, L.R. 1967. *Life Zone Ecology*. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 22:477-503.
- Kunz, T. 1982. Roosting ecology of bats, pp. 1-55. *In: T.H. Kunz, (ed.). Ecology of bats*, Plenum, New York, EEUU.
- Kunz, T. H. y L. F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats, pp. 3-87. *In: T. H. Kunz & M. B. Fenton (eds.). Bat Ecology*, University of Chicago Press, Chicago, EEUU.
- Rodríguez-Herrera, B. & M. Tschapka. 2005. Tent use by *Vampyressa nymphaea* (Chiroptera: Phyllostomidae) in *Cecropia insignis* (Moraceae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica* 71: 171-174.
- Rodríguez-Herrera, B., G. Ceballos & R. A. Medellín. 2011. Ecological aspects of the tent building process by *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica* 13:365-372.
- Stone, C. & P.E. Bacon. 1995. Influence of insect herbivory on the decline of blackbox (*Eucalyptus largiflorens*). *Australian Journal of Botany* 43: 555-564.
- Timm, R. M. 1987. Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*, pp. 187-212. *In: B. D. Patterson & R. M. Timm (eds). Studies in Neotropical mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz*. *Fieldiana Zoology*, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, EEUU.

Figuras

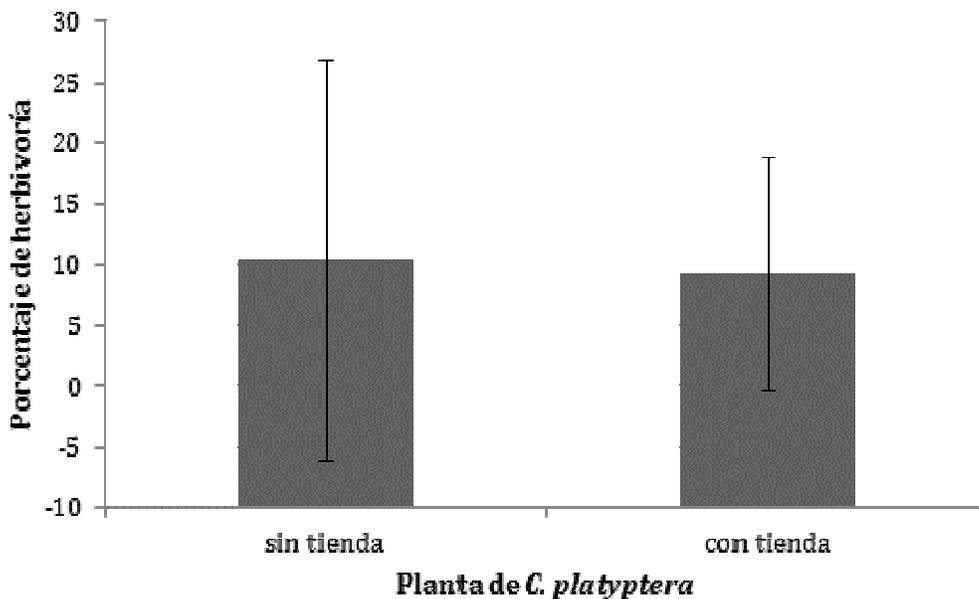


Fig. 1: Promedio y desviación estándar del porcentaje de herbivoría en plantas de *C. platyptera* con o sin tiendas, Veragua Rainforest, Limón, Costa Rica.

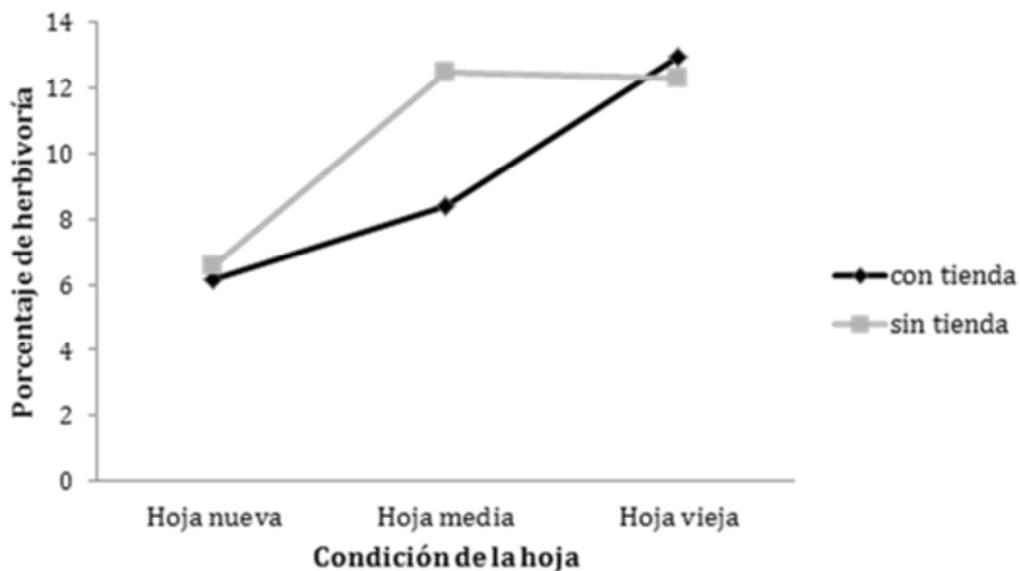


Fig. 2: Promedio y desviación estándar del porcentaje de herbivoría en plantas de *C. platyptera* con o sin tiendas, según la condición de la hoja (nueva, media, vieja), Veragua Rainforest, Limón, Costa Rica.

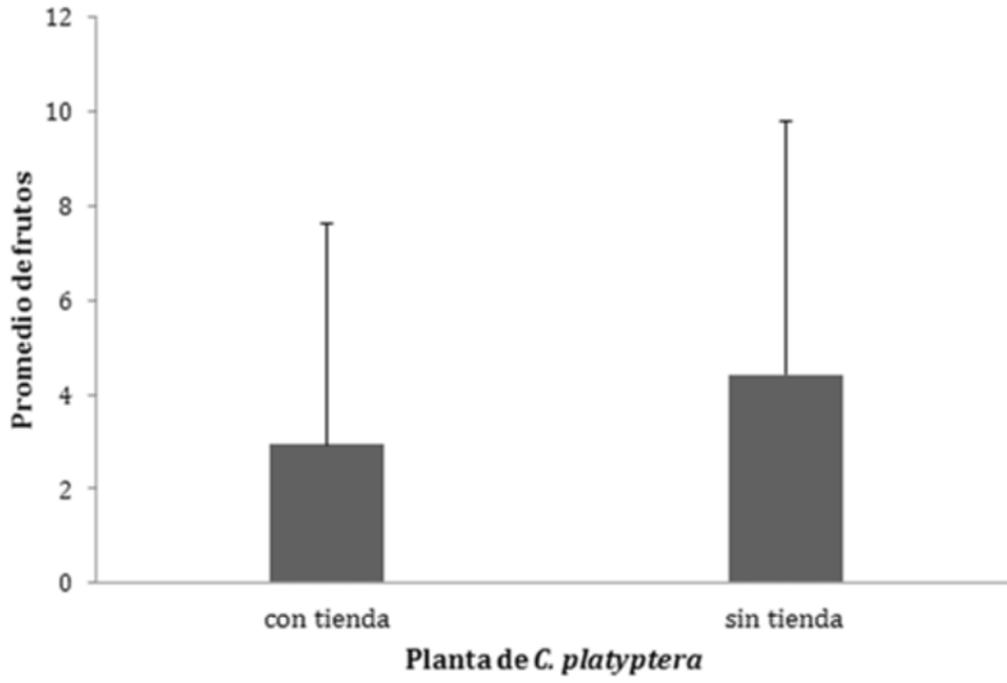


Fig 3. Promedio y desviación estándar del frutos en plantas de *C. platyptera* con o sin tiendas, Veragua Rainforest, Limón, Costa Rica.



Trabajos Grupales realizados en Golfito

Fitoplancton de la bahía Gofito: diversidad y distribución según variables físico-químicas¹

Andrés Beita Jiménez

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, abeitaj@gmail.com

Coordinador: Gerardo Umaña

Palabras clave: *Prorocentrum*, *Gymnodinium*, microalgas, Golfo Dulce, marea roja.

El fitoplancton, por ser el responsable de la producción primaria en los ambientes acuáticos se le ha atribuido el hecho de mantener las poblaciones de peces, crustáceos y moluscos, algunos de ellos objetivo de la pesca (Freer & Vargas-Montero 2003, Ochoa & Tarazona 2003). Sin embargo, también algunas de estas microalgas pueden formar las llamadas floraciones algales nocivas (FAN) o mareas rojas, que traen efectos perjudiciales para bivalvos y peces, haciéndolos tóxicos para el consumo humano. Incluso algunas de estas FAN pueden causar problemas serios de salud en las personas con solo el contacto (Freer & Vargas-Montero 2003).

La distribución del fitoplancton es muy dependiente de las variables físico química del agua, así como de las corrientes y el clima (Ochoa & Tarazona 2003). Freer y Vargas-Montero (2003) sugieren que algunas de estas variables como la temperatura, cantidad de luz, salinidad y nutrientes, entre otras, pueden ser los detonantes de las FAN, por lo tanto conocer la relación que tienen las especies de un sitio con los factores en los que viven es esencial para monitorear las costas y prevenir, los efectos nocivos que traen las mareas rojas sobre la economía y la salud.

Gofito es una bahía que forma parte del Golfo Dulce. Este golfo es uno de los pocos fiordos tropicales del mundo, esto lo ha hecho objetivo de muchas investigaciones con temáticas muy diversas (Vargas & Wolff 1996), entre ellas de oceanografía física y química (Richards *et al.* 1971, Spongberg & Davis 1998, Dalsgaard *et al.* 2003, Acuña-González *et al.* 2006a, 2006b, Ferdelman *et al.* 2006, García *et al.* 2006, Thamdrup *et al.* 2006), sedimentos (Hebbeln *et al.* 1997), zooplancton (Quesada-Alpizar & Morales-Ramírez 2006), arrecifes coralinos (Cortés 1992,) y otros. (Silva & Bonilla 2001, Quesada-Alpizar & Cortés 2006). Sin embargo en cuanto al fitoplancton, solo ha reportado la presencia de 60 especies de algas, pero la lista de las mismas no está publicada (Morales 2011). También se han identificado 6 especies de algas formadoras de mareas rojas (Morales *et al.* 2005), de ellas la cianobacteria *Trichosdesmium erythraeum* se reporta formando mareas rojas en la bahía de Gofito (Morales *et al.* 2005).

Gofito al ser puerto y un centro de población, es una zona con alta susceptibilidad a la contaminación, por tanto se han empezado algunos esfuerzos por monitorear contaminantes en la bahía (Acuña-González *et al.* 2004), así como caracterizar de forma físico química los esteros que desembocan en ella (Silva & Acuña-González 2006b). El objetivo de este estudio es caracterizar la composición del fitoplancton superficial de la bahía de Gofito y conocer la relación que tiene con algunas variables ambientales. Este es

¹ Este trabajo se presenta tal y como el estudiante lo presentó en la primera versión debido a que nunca presentó una corrección de la revisión.

el primer aporte al conocimiento de la diversidad de microalgas que se hace para el Golfo Dulce así como para Gofito.

Materiales y Métodos

El trabajo se llevó a cabo en Gofito, durante el mes de enero del 2012. Se tomaron muestras de agua superficial por medio de una botella de Niskin de dos litros de capacidad. De esta agua, un litro fue almacenado en botellas oscuras para el posterior análisis en el laboratorio, el resto del agua se utilizó para medir salinidad con un refractómetro manual, oxígeno disuelto y temperatura con un medidor YSI modelo 57. Además en casa sitio se midió la profundidad del disco de secci.

Una vez en el laboratorio el agua se hizo pasar por filtros de membrana Whatman, los cuales fueron secados a temperatura ambiente y luego se les puso aceite de inmersión para observarlos en un microscopio óptico a un aumento de 400X. Se contaron e identificaron a nivel de género las algas por campo óptico moviéndose por toda la muestra hasta obtener un mínimo de 100 individuos en cada muestra.

Los sitios de muestreo fueron agrupados dependiendo de sus condiciones físico químicas mediante un Análisis de Componentes Principales biplot. Para ver la relación de cada género de alga con las variables se utilizó un Análisis de Correspondencia Canónica. Además los sitios fueron agrupados dependiendo de su diversidad genérica mediante un Análisis de Conglomerados. Todos los análisis estadísticos se realizaron en CANOCO para Windows 4.5 y PAST.

Resultados

Se contaron en total, 1422 individuos distribuidos en 32 géneros. Las diatomeas fueron las que presentaron mayor riqueza, con 24 géneros. Sin embargo, el dinoflagelado *Prorocentrum* mostró más de la mitad de la abundancia relativa (Cuadro 1). La mayoría de las especies se encuentran más asociadas a zonas con mayor oxígeno disuelto y temperaturas menores (Fig.2). También zonas con una profundidad de secci menor son más diversas (Fig.2).

La temperatura en los sitios varió entre 28.7°C y 30.7 °C, mientras que el oxígeno se mantuvo entre 4.04 y 8.52. Estas dos variables fueron las que tuvieron más peso al separar los sitios, mostrando dos grupos bien definidos, uno en la parte interna del golfo caracterizado por temperaturas mayores y poco oxígeno disuelto, y la parte externa con condiciones contrarias (Fig. 3). Sin embargo, agrupando los sitios de acuerdo a su diversidad genérica, se pueden separar 3 zonas, una que contiene todos los sitios de la parte interna, otra que tiene la entrada del golfo y una tercera que agrupa los puntos laterales a la entrada del golfo (Fig. 4).

Discusión

Morales (2011) reporta 60 especies de microalgas para el Golfo Dulce, sin embargo se cita una comunicación personal con por lo cual no hay una lista de cuáles son las especies. Aquí se reporta la presencia de 32 géneros de algas para la Bahía de Gofito, lo cual podría representar un número mucho mayor si se hubiese hecho la identificación a nivel de especie. Este número representa más de la mitad de las 60 especies que se sabe que hay en el Golfo Dulce, aun considerando que el muestreo se hizo solo Gofito, el cual representa solo un pequeña parte del golfo (Morales 2011)

El fitoplancton marino es compuesto normalmente por diatomeas y dinoflagelados lo cual concuerda con lo observado en golfito. El dinoflagelado *Prorocentrum*, fue el más abundante en los sitios muestreados, esta alga se conoce como formadora de FAN's, causando parálisis por hasta 3 meses a personas que consumieron moluscos durante una marea roja producida por esta (Freer & Vargas-Montero 2003). La toxicidad de las especies de este género puede ser inherente al alga o también se ha encontrado asociaciones simbióticas con bacterias que producen las toxinas (Freer & Vargas-Montero 2003).

De todos los géneros reportados en el presente trabajo, el 25 % de ellos se han asociado con síndromes o enfermedades cuando se encuentran formando mareas rojas. Además de *Prorocentrum*, los géneros de dinoflagelados con potencial tóxico son *Alexandrium*, *Ceratium*, *Dinophysis*, *Gymnodinium*, *Goniaulax* y *Protoperdium* así como también la diatomea *Pseudonitzschia* (Freer & Vargas-Montero 2003).

Los géneros, si bien se agrupan en zonas con mayor oxígeno, profundidad de secci y temperaturas menores, no muestran tendencias muy claras con respecto a la preferencia de factores ambientales (Fig. 2). Esto es posiblemente debido a que la variación en los parámetros medidos fue poca, para ver las tendencias reales hay que establecer un muestreo más extenso geográfica y temporalmente. De esa manera ver como cambian los parámetros físico químicos con respecto a las especies. Según Silva y Acuña-González (2006) la columna de agua en golfito está bien mezclada por lo tanto las condiciones físico químicas obtenidas muestran resultados confiables que no deberían estar influenciadas por el hecho de que las muestras son superficiales.

A pesar de la poca variación en los factores medidos, según estos, la bahía está bien dividida en la zona externa y la interna. Lo cual es muy congruente con otros golfos o estuarios. La parte interna tiene influencia fuerte de agua dulce, en el caso de Golfito, el estero Purruja y el estero Mayor (Silva & Acuña-González 2006).

Según la diversidad genérica, la bahía se divide en 3 comunidades bien diferenciadas (Fig. 4). Las dos primeras, la parte interna y externa de manera parecida con lo obtenido según las variables físico químicos, sin embargo también se diferencian un mismo tipo de comunidad a ambos lados de la entrada de Golfito (Fig. 1.; Fig.4). Esto se podría deber a una contracorriente producto de la corriente principal que entra a la bahía, que lleva parte del plancton hacia la parte lateral. Esto es común en muchos golfos (Bowden 1980), como el golfo dulce, donde la estrada es relativamente angosta, por lo tanto las corrientes entran con mucha velocidad, sin embargo, esto es solo un hipótesis ya que para la bahía de golfito no existen estudios sobre corrientes.

El presente trabajo presenta una línea base para empezar a entender la composición y distribución del fitoplancton. Se sabe que golfito tiene alta susceptibilidad a la contaminación (García-Céspedes *et al.* 2004, Silva & Acuña-González 2006), esto aunado a la gran cantidad de algas con potencial tóxico que aquí se presentan podría indicar que es una zona con alta vulnerabilidad a la aparición de mareas rojas (Beman 2005). Por lo tanto se deberían estudiar más las fluctuaciones en estas comunidades algales y su relación con los parámetros físico químicos del agua para establecer una base que permita monitorear el plancton. De esta manera, detectar la formación de mareas rojas y evitar así efectos perjudiciales en los recursos pesqueros y sobre la población humana.

Bibliografía

- Acuña-González, J., J.A. Vargas-Zamora, E. Gómez-Ramírez & J. García-Céspedes. 2004. Hidrocarburos de petróleo, disueltos y dispersos, en cuatro ambientes costeros de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 52 (Supl. 2): 43-50.
- Acuña-González, J., T. Dalsgaard & B. Thamdrup. 2006a. El Golfo Dulce de Costa Rica. *Investigación y Ciencia* 352: 34-35.
- Acuña-González, J.A., J.A. Vargas-Zamora & R. Córdoba-Muñoz. 2006b. A snapshot view of some vertical distribution of water parameters at a deep (200 m) station in Golfo Dulce, Costa Rica, a dynamic tropical fjord-like embayment. *Revista de Biología Tropical* 54 (Supl.1): 193-200.
- Beman J.M., K.R. Arrigo & P.A. Matson. 2005. Agricultural runoff fuels large phytoplankton blooms in vulnerable areas of the ocean. *Nature* 434: 211-214.
- Bowden, K.F. 1980. Physical factors: Salinity, temperature, circulation, and mixing processes, p. 37-70. *In: E. Olausson & I. Cato (eds.). Chemistry and Biogeochemistry of Estuaries.* Willey, Inglaterra.
- Cortés, J. 1992. Los arrecifes coralinos del Golfo Dulce, Costa Rica: Aspectos ecológicos. *Revista de Biología Tropical* 40: 19-26.
- Dalsgaard, T., D.E. Canfield, J. Petersen, B. Thamdrup & J. Acuña González. 2003. N production by the anammox reaction in the anoxic water column of Golfo Dulce, Costa Rica. *Nature*. 422: 606-608.
- Ferdelman, T., B. Thamdrup, D.E. Canfield, R. Nohr Glud, J. Kuever, N. Birger Ramsing & C. Waver. 2006. Biogeochemical controls on the oxygen, nitrogen and sulfur distributions in the water column of Golfo Dulce, Costa Rica: an anoxic basin revisited. *Revista de Biología Tropical* 54 (Supl. 1): 171-191.
- Freer, E. & M. Vargas-Montero. 2003. Floraciones algales nocivas en la costa pacífica de Costa Rica: Toxicología y sus efectos en el ecosistema y salud pública. *Acta Médica Costarricense* 45: 158-164.
- García, V., J. Acuña-González, J.A. Vargas-Zamora & J. García-Céspedes. 2006. Calidad bacteriológica y desechos sólidos en cinco ambientes costeros de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 54 (Supl. 1): 35-48.
- García-Céspedes, J., J. Acuña-González & J.A. Vargas-Zamora. 2004. Metales traza en cuatro ambientes costeros de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 52 (Supl. 2): 51-60.
- Hebbeln, D., D. Beese & J. Cortés. 1996. Morphology and sediment structures in Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 44 (Supl. 3): 1-10.
- Morales, A.; M. Vargas-Montero, & E. Freer. 2005. HAB's in Golfo Dulce, Costa Rica: a unique fjord – like embayment on the eastern tropical Pacific, pp 36-37. *In: Open Science Meeting on HBBs in Fjords and coastal embayments. The Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms Program.* Viña del Mar. Chile.
- Morales, A. 2011. La diversidad marina del Golfo Dulce, pacífico sur de Costa Rica: amenazas a su conservación. *Biocenosis* 24: 9-20.

- Ochoa, N. & J. Tarazona. 2003. Variabilidad temporal de pequeña escala en el fitoplancton de Bahía Independencia, Pisco, Perú. *Revista Peruana de Biología*. 10: 59-66.
- Quesada-Alpízar, M.A. & A. Morales-Ramírez. 2006. Posible efecto de El Niño en el zooplancton no gelatinoso del Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 54 (Supl. 1): 225-240.
- Quesada-Alpízar, M.A. & J. Cortés. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado del conocimiento y perspectivas de manejo. *Revista de Biología Tropical* 54 (Supl. 1): 101-145.
- Richards, F.A., J.J. Anderson & J.D. Cline. 1971. Chemical and physical observations in Golfo Dulce, an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica. *Limnology and Oceanography*. 16: 43-50.
- Silva, A.M. & R. Bonilla. 2001. Abundancia y morfometría de *Anadara tuberculosa* y *Anadara similis* (Mollusca: Bivalvia) en el manglar de Purruja, Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 49 (Supl. 2): 315-320.
- Silva, A.M. y J.A. Acuña-González. 2006. Caracterización físico-química de dos estuarios en la bahía de Golfito, Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 54(Supl.1):241-256.
- Spongberg, A.L. & P. Davis. 1998. Organochlorinated pesticide contaminants in Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 46 (Supl. 6): 111-124.
- Spongberg, A.L. 2004. PCB contamination in marine sediments from Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 52 (Supl. 2): 23-32.
- Thamdrup, B., D.E. Canfield, T.G. Ferdelman, R. N. Glud & J.D. Gundersen. 1996. A biogeochemical survey of the anoxic basin Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 44 (Supl. 3): 19-33.
- Vargas, J.A. & M. Wolff (eds.). 1996. Pacific Coastal Ecosystems of Costa Rica with emphasis on the Golfo Dulce and adjacent areas: a synoptic view based on the R.V. Victor Hensen-expedition 1993/94 and previous studies. *Revista de Biología Tropical* 44 (Supl. 3): 1-238.

Cuadros y figuras

Cuadro 1. Géneros de algas en el fitoplancton de Golfito, y su respectiva abundancia. También se muestran las abreviaciones utilizadas más adelante en otros análisis.

Grupo	Género	Abreviación	Abundancia relativa (%)
Dinoflagelado	<i>Prorocentrum</i>	Pro	56.14
	<i>Gymnodinium</i>	Gym	1.50
	<i>Gonyaulax</i>	Gon	0.51
	<i>Ceratium</i>	Cet	0.49
	<i>Odontonella</i>	Odo	0.14
	<i>Alexandrium</i>	Ale	0.11
	<i>Protoperidium</i>	Prot	0.10
	<i>Dinophysis</i>	Din	0.02
Diatomea	<i>Chaetoceros</i>	Cha	14.93
	<i>Navicula</i>	Nav	7.49
	<i>Thalassiosira</i>	Ths	2.79
	<i>Hemiaulus</i>	Hem	2.77
	<i>Thalassionema</i>	Tha	2.61
	<i>Rhizosolenia</i>	Rhi	2.27
	<i>Coscinodiscus</i>	Cos	2.07
	<i>Pseudonitzschia</i>	Pse	1.42
	<i>Gyrosigma</i>	Gyr	1.33
	<i>Pleurosigma</i>	Ple	0.53
	<i>Bacteriastrum</i>	Bac	0.51
	<i>Fragilaria</i>	Fra	0.46
	Diatomea indet1	Diat	0.43
	<i>Cerataulina</i>	Cer	0.25
	<i>Cymbela</i>	Cym	0.21
	<i>Cocconeis</i>	Coc	0.17
	<i>Guinardia</i>	Gui	0.15
	<i>Eucampia</i>	Euc	0.14
	<i>Stephanodiscus</i>	Ste	0.12
	Diatomea indet2	Diat2	0.07
	<i>Lioloma</i>	Lio	0.07
	<i>Achnanthes</i>	Ach	0.07
	<i>Grammatophora</i>	Gra	0.07
Radiolario	<i>Indet</i>	Rad	0.04

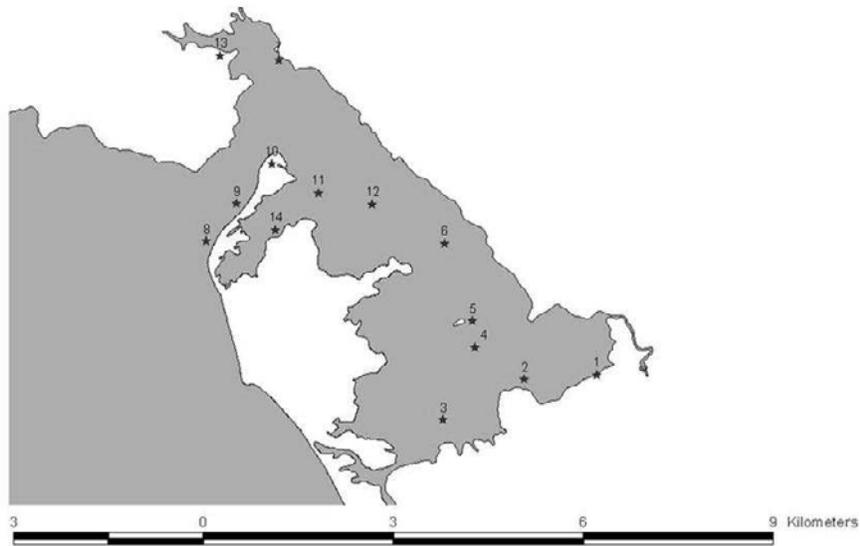


Fig. 1: Mapa de Golfo de Guayaquil que muestra la posición aproximada de los puntos de muestreo.

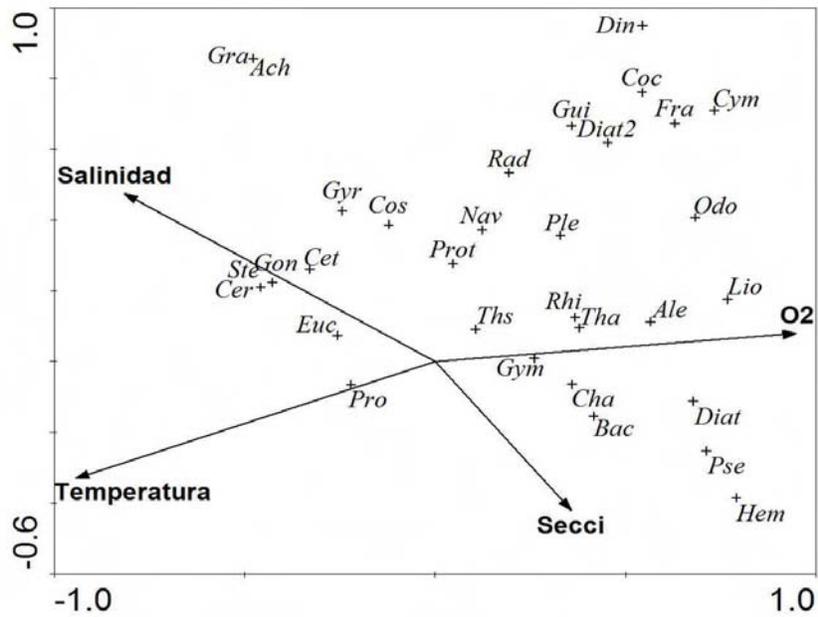


Fig. 2: Análisis de correspondencia canónica que correlaciona los géneros de algas con las variables físico-químicas medidas. Los dos primeros componentes explican el 98% de la varianza.

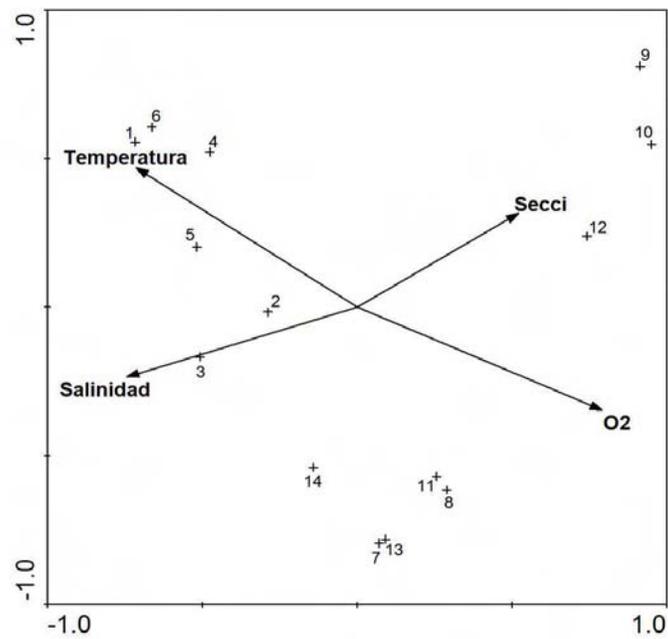


Fig. 3: Análisis de Componentes Principales que agrupa los sitios de acuerdo a las variables físico-químicas medidas. Los dos primeros componentes aquí mostrados explican el 67 % de la varianza

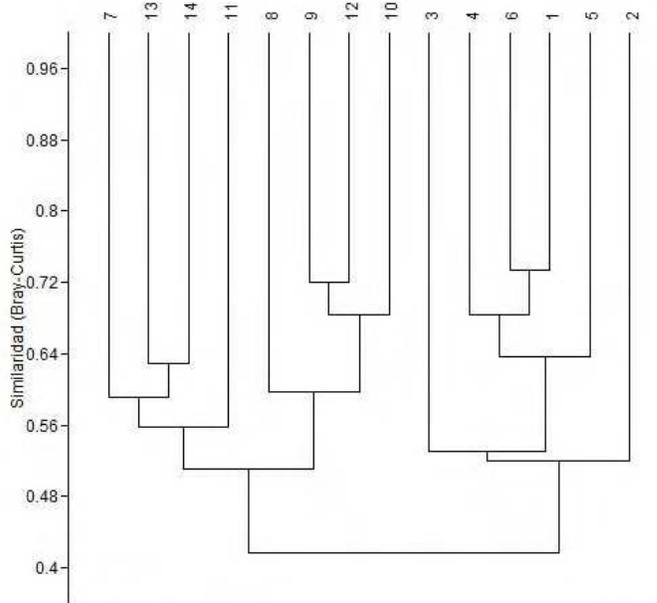


Fig. 4: Análisis de conglomerados que agrupa los sitios según los datos de abundancia de cada género. Los números indican los puntos de muestreo.

Relación espacial de las comunidades de fauna bentónica de la planicie fangosa de Golfito,
Golfo Dulce, Costa Rica

Darha Solano-Ulate

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; darhita@yahoo.com

Coordinador: Jeffrey Sibaja

Resumen: Las zonas intermareales son ambientales dinámicos, con una fauna diversa y abundante adaptada a los cambios que ocurren en el medio. Las playas fangosas se encuentran en sitios de estuarios, son ricos en materia orgánica y alta producción primaria. Las bajas pendientes que tienen favorecen la deposición de sedimentos, y les da una apariencia de homogeneidad que podría también observarse en la distribución espacial de la fauna bentónica. Se realizaron dos trayectos paralelos a la línea de marea con cinco parcelas separadas a 1m y 5m de distancia, y tres trayectos con muestras de cinco barrenos separadas a 1 m, 5 m y 10 m. Se encontró gran abundancia de equinodermos del grupo Ophiuroidea en las parcelas y Polychaeta representó cerca del 61% de la abundancia en los barrenos. El grupo trófico más común fue de carnívoros. No se observó una variación gradual de la comunidad tanto en las parcelas como en los barrenos, según su grupo taxonómico y trófico. Se observó que la distribución de organismos es muy azarosa. La variabilidad que se observó en la distribución de la comunidad podría estar relacionada con la disposición aleatoria de los recursos alimenticios, por influencia de canales de drenaje o entrada de agua dulce, así como de la composición del sustrato y la manera en que este afecta la relación de los organismos con su ambiente.

Palabras clave: Heterogeneidad, Ophiuroidea, Polychaeta, distribución azarosa, grupo taxonómico, grupo trófico, composición de sustrato.

Las zonas intermareales son ambientes de condiciones muy dinámicas, expuestos a grandes cambios de temperatura, desecación y salinidad (Dittmann 2000, Brusca & Brusca 2005). A pesar del estrés de estas regiones, es posible encontrar gran diversidad de organismos que se han adaptado a sus fuertes variaciones (Brusca & Brusca 2005), siguiendo una distribución influenciada por los cambios físicos que ocurren entre las mareas (Dittmann 2002). Aquellos individuos que habitan los límites superiores de la zona intermareal son los que sufren cambios más drásticos en su hábitat al estar más tiempo expuestos a altas temperaturas y desecación (Brusca & Brusca 2005). Estas variaciones crean una zonación de la fauna en el área intermareal que forman a su vez “comunidades paralelas” (Thorson 1957 en Dittmann 2000).

Las playas fangosas se encuentran en las zonas de estuarios, tienen una alta influencia de agua dulce y gracias a ello son ricas en sedimentos finos y materia orgánica aportada por el río y vegetación circundante principalmente de manglar (Brusca & Brusca 2005, Quesada 2006). Son ambientes con una alta producción primaria debido a que los nutrientes son aprovechados por bacterias y microalgas que se encuentran en la superficie del sustrato (Vargas 1996). Tienen pendientes muy suaves que favorecen la deposición de sedimento formando grandes planicies que pueden llegar a medir varios cientos de metros (Dyer 1998).

En Costa Rica, la fauna bentónica de las playas fangosas ha sido ampliamente estudiada en el Golfo de Nicoya (Vargas 1987, 1988a, 1988b, 1996, Dean 1996). Sin

embargo, la información para el Golfo Dulce es escasa, donde se han realizado algunas investigaciones sobre comunidades bentónicas (Mata-Ferreto 1995, Carrillo-Baltodano 2010) principalmente enfocadas en fauna de poliquetos (Dean 1998, Sibaja 2003, Solís-Hernández 2008). Por esto, el aporte en el conocimiento sobre la dinámica de las comunidades de fondos lodosos es de gran importancia, sobretodo por su función en el reciclaje de los nutrientes que introducen los ambientes estuarinos, en muchos casos impactados por actividades humanas de zonas aledañas (Vargas 1996).

La baja pendiente de las playas fangosas le confiere al sustrato una apariencia de homogeneidad (Dyer 1998), observada también en la planicie de Golfito, en el Pacífico Sur de Costa Rica (Obs. pers.). Cuando la marea desciende, la planicie queda expuesta de una manera más uniforme que en playas arenosas o rocosas, por lo que es posible esperar que la zonación de organismos sea menor debido a que estos experimentan condiciones ambientales similares a lo largo de la planicie. Además, se podría suponer que la fauna bentónica no varíe mucho, o lo haga de manera gradual a lo largo de la “comunidad paralela”. En esta investigación se pretende determinar si existe homogeneidad en la distribución espacial de la comunidad bentónica en la planicie fangosa del manglar de Llano Bonito, Golfito, Golfo Dulce, tanto en grupos taxonómicos como tróficos.

Materiales y métodos

El estudio se realizó en la planicie fangosa del manglar conocido como Llano Bonito, en Golfito, Golfo Dulce, Costa Rica (8°42'11.13''N, 83°31'13.51''O; 2 msnm). La zona presenta una temperatura promedio de 27°C, precipitaciones entre 3000-5000 mm por año, y un clima muy húmedo y muy caliente (Herrera 1985). Entre las especies de vegetación del manglar en la región de Golfo Dulce, incluyendo los manglares de Golfito, se encuentran *Rhizophora racemosa*, *R. mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Pelliciera rhizophorae* (Silva 2005).

Se hicieron dos muestreos entre los días 14 y 15 de enero de 2012 durante la época seca, entre las 0900 y 1200 horas durante la marea baja, para extraer los organismos que conforman la comunidad bentónica. Se realizaron cinco trayectos lineales paralelos a la línea de marea, esto para evitar la influencia de la zonación de individuos que exista por acción de las mareas.

En dos trayectos se hicieron cinco parcelas circulares de 1 m² cada una. Estas estuvieron separadas por 1 m de distancia en un trayecto y 5 m en el otro. De cada parcela se extrajo manualmente la macrofauna de la capa superficial del fango a aproximadamente 15 cm de profundidad, retirándolos cuidadosamente del barro. Los organismos se contaron e identificaron en el sitio a nivel de filo o subfilo.

En otros tres trayectos se tomaron 15 muestras, cinco en cada trayecto, con un barreno cilíndrico a aproximadamente 15 cm de profundidad. En el primer trayecto las muestras se recolectaron separadas cada 1 m de distancia, en el segundo cada 5 m y el tercero cada 10 m de distancia. Las muestras fueron llevadas al laboratorio donde se lavaron y tamizaron con un tamiz de 500 µm. La macrofauna separada fue identificada al nivel taxonómico más preciso posible. Los organismos también se clasificaron según su grupo trófico en Carnívoros, Sedimentívoros superficiales o subsuperficiales, Suspensívoros, Detritívoros y Omnívoros.

Se realizaron análisis de conglomerados utilizando distancias de Bray-Curtis para observar la similitud de las comunidades entre las muestras en cada trayecto, según el filo en las parcelas y según el taxón y grupo trófico en los barrenos. Además, se realizaron pruebas de Mantel para comparar la matriz de índices de similitud de Bray-Curtis con la matriz de distancia de las comunidades bentónicas de cada muestra. Se utilizó el programa Past versión 2.15.

Resultados

En las parcelas se obtuvo un total de 884 organismos, pertenecientes a 9 filos. De estos el más abundante fue Echinodermata con 621 individuos del grupo Ophiuroidea, seguido por Annelida con 150 organismos (Cuadro 1). En las muestras de barreno se obtuvo un total de 114 individuos distribuidos en 26 taxones desde filo a familia, y 6 grupos tróficos (Cuadro 2). En la muestra cinco de barrenos separados a 10m no se encontró ningún organismo, por lo que se eliminó del análisis. El grupo taxonómico más abundante fue Polychaeta, representando aproximadamente el 61% de los organismos. Dentro de este grupo la familia Pilargidae fue la que presentó mayor cantidad de individuos con 13, mientras que de grupos tróficos el más frecuente fue el de carnívoros, con un total de 8 taxones y 33 organismos, principalmente poliquetos (Cuadro 2).

En las parcelas, tanto las separadas a 1 m como a 5 m de distancia, no se observó variación gradual de la comunidad a lo largo de los trayectos (Fig. 1). Sin embargo, las parcelas separadas a 5 m presentaron mayor similitud entre sí que las de 1m, pero en un orden discontinuo. Las pruebas de Mantel confirman que no hay relación entre la distancia espacial y la composición de organismos de las muestras (Cuadro 3).

Para las muestras de barreno tampoco se observó una variación gradual en cuanto a su composición taxonómica, y no hay relación entre la composición de las muestras y la distancia espacial (Fig. 2, Cuadro 3). La composición trófica de los tres trayectos no mostró continuidad ni relación con la distancia espacial entre las muestras, por lo que se tiene que la distribución espacial de los organismos en la planicie es muy azarosa (Fig. 3, Cuadro 3).

Discusión

Los ofiuroideos tienen hábitos detritívoros (Brusca & Brusca 2005), por lo que la gran abundancia de estos organismos en las parcelas puede deberse a que aprovechan exitosamente la alta entrada de materia orgánica al medio. La diversidad y abundancia de poliquetos encontrada en las muestras de barreno es similar a lo encontrado por Sibaja (2003) en la planicie de Golfo. La dominancia de poliquetos en este trabajo también coincide con lo observado en otros estudios (Vargas 1987, Mata-Ferreto 1995). Según Dyer (1998) la deposición de sedimento y nutrientes que provienen de los estuarios favorece que estos animales habiten en ese tipo de ambientes, y en los trópicos es común hallarlos en mayor cantidad en comparación a otros grupos (Alongi 1989). La mayor frecuencia de animales carnívoros, puede ser porque estos tenían suficiente recurso que permitió su establecimiento. Según Alongi (1989), la abundancia de organismos infaunales en la superficie favorece que haya una mayor tasa de depredación.

La falta de continuidad observada en la composición de la comunidad del bentos a lo largo de los trayectos realizados, muestra que la distribución espacial de los organismos se da en forma de parches ubicados azarosamente. La alta variabilidad taxonómica entre muestras es, según Dittmann (2000), una indicación de distribución en parches. La

disponibilidad de alimento puede ser una de las razones por las cuales se observe este tipo de distribución. La poca relación que se obtuvo entre las muestras en cuanto a los grupos tróficos (Fig. 3), evidencia que también el alimento se distribuye de forma aleatoria en el medio.

Mata-Ferreto (1995) señala que la variabilidad que se observa en estos ambientes puede estar relacionada con los canales de drenaje que se forman en la planicie durante la marea baja, así como por la salida del agua dulce. Este flujo podría causar variación en la disponibilidad de materia orgánica, y por lo tanto en la forma en que se establece la comunidad, desde productores primarios hasta carnívoros, según su interacción con el alimento y con otros organismos, así como alterar la salinidad del medio y limitar la cantidad de organismos logran habitar ahí (Alongi 1989, Dittmann 2000).

La distribución espacial de los organismos está también relacionada con la composición del sustrato donde habitan y con el que interactúan (Archambault & Bourget 1996, Dittmann 2000). De los estudios realizados en la planicie de Golfito anteriormente, se ha determinado que la fauna de poliquetos que habita esta zona aumenta su diversidad en tanto el tamaño de grano del sustrato es más grueso (Sibaja 2003). Además, Mata-Ferreto (1995) menciona que la similitud en la abundancia de individuos hallada en algunos de los sitios de muestreo pudo deberse a que estos presentaban tamaños de grano semejantes.

Vargas (1987) indica que posiblemente el sedimento grueso favorece la entrada de oxígeno, por lo que organismos infaunales pueden asentarse y ser fuente de alimento para otros animales bentónicos (Alongi 1989). También la heterogeneidad del sedimento permite que haya refugios para que los organismos se protejan de los cambios ambientales que ocurren en el medio como la desecación (Archambault & Bourget 1996).

En el caso de esta investigación no fue posible realizar un análisis granulométrico. Si embargo, es posible que de haber tomado en cuenta la composición del sedimento en las parcelas o muestras de barreno, se hubiera podido esclarecer si las similitudes encontradas entre ellas en los análisis de conglomerados (Figs. 1 y 2) estaban relacionadas también con similitudes de sustrato. De igual manera, si la composición trófica también estaba determinada por el tipo de sustrato y por lo tanto de fuentes de alimento que estuviera disponible en el medio y la capacidad de los diferentes grupos de obtenerlo (Sibaja 2003).

A pesar de la homogeneidad que muestran las planicies fangosas a simple vista, es claro que la distribución de la fauna depende de muchos factores como disponibilidad de alimento o composición del sustrato donde viven. También, es posible que influya la escala a la cual se haga la investigación. De acuerdo con un estudio realizado por Archambault y Bourget (1996), la escala puede explicar la variabilidad que hay en la zona intermareal. Según estos autores, cuando se trabaja a grandes escalas es posible encontrar poca variación en la diversidad de organismos, mientras que a una mayor resolución aumenta la heterogeneidad de grupos relacionada con el incremento en la variación de la topografía del medio y formación de distintos refugios.

La alta variabilidad de las muestras en este estudio podría estar relacionada con ese supuesto. Sin embargo, también es posible que al reducir aún más la distancia en la toma de muestras en investigaciones futuras, se observe alguna continuidad en la comunidad, o bien se pueda determinar con mayor certeza el tamaño y composición del parche. En conclusión, en este estudio la diversidad de organismos, al menos poliquetos, fue similar a lo

encontrado para la zona anteriormente. La variabilidad que se observó en la distribución de la comunidad podría estar relacionada con la disposición aleatoria de los recursos alimenticios, por influencia de canales de drenaje o entrada de agua dulce, así como de la composición del sustrato y la manera en que este afecta la relación de los organismos con su ambiente.

Agradecimientos

Se agradece a Arlet, Raquel, Esteban, Antonio y Marianela por su colaboración en la toma de muestras, así como a Jeffrey Sibaja, coordinador del proyecto y Victoria Bogantes por la identificación de especímenes. También a Eduardo Chacón por su ayuda, y a Federico Bolaños y Jorge Lobo, coordinadores del curso Biología de Campo.

Bibliografía

- Alongi, D. M. 1989. Ecology of tropical soft-bottom benthos: a review with emphasis on emerging concepts. *Revista de Biología Tropical* 37: 85-100.
- Archambault, P. & E. Bourget. 1996. Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Marine Ecology Progress Series* 136: 111-121.
- Brusca, R. C. & G. J. Brusca. 2005. *Invertebrados*. F. Prados (trad.). McGraw-Hill, Madrid.
- Carrillo-Baltodano, A. 2010. Composición de la fauna bentónica según la zonación intermareal en el Manglar de Llano Bonito, pp 88-99. *In* F. Bolaños & J. Lobo, editores. *Curso Biología de Campo*. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. (mimeografiado).
- Dittmann, S. 2000. Zonation of benthic communities in a tropical tidal flat of north-east Australia. *Journal of Sea Research* 43: 33-51.
- Dittmann, S. 2002. Benthic fauna in tropical tidal flats of Hinchinbrook Channel, NE Australia: diversity, abundance and their spatial and temporal variation. *Wetlands Ecology and Management* 10: 323-333.
- Dean, H. K. 1996. Subtidal benthic polychaetes (Annelida) of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 44: 69-80.
- Dean, H.K. 1998. The Pilargidae (Annelida: Polichaeta) of the Pacific Coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 46: 41-62.
- Dyer, K. R. 1998. The typology of intertidal mudflats, pp 11-24. *In* K. Black & D. Paterson, editores. *Sedimentary Processes in the Intertidal Zone*. Geological Society, London.
- Herrera, W. 1985. Clima de Costa Rica, pp 1-119. *In* L. D. Gómez, ed. *Vegetación y clima de Costa Rica*. Vol. 2. Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica.
- Mata-Ferreto, A. V. 1995. Composición de la fauna bentónica de la zona eulitoral de Golfito, 1995, pp 156-164. *In* F. Bolaños & D. Briseño, editores. *Curso Biología de Campo*. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. (mimeografiado).

- Quesada, M. A. 2006. Playas, pp 17-21. *In* V. Nielsen & M. A. Quesada, editores. Informe técnico: Ambientes Marino Costeros de Costa Rica. Comisión Interdisciplinaria Marino Costera de la Zona Económica Exclusiva de Costa Rica. (mimeografiado).
- 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, editores. Curso Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. (mimeografiado).
- Silva, M. 2005. Manglares, pp 55-65. *In* F. Bolaños & J. Lobo, editores. Historia natural de Golfito-Costa Rica. INBio, Santo Domingo, Costa Rica.
- 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 & E. Chacón, editores. Curso Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. (mimeografiado).
- 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. 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. 1988b. A survey of the meiofauna of an Eastern Tropical Pacific intertidal mud flat. *Revista de Biología Tropical* 36: 541-544.
- Vargas, J. A. 1996. Ecological dynamics of a tropical intertidal mudflat community, pp. 355-371. *In* K. F. Nordstrom & C. T. Roman, editores. *Estuarine Shores: Evolution, Environments and Human Alterations*. John Wiley & Sons, Inglaterra.

Cuadros y figuras

Cuadro 1: Filos y abundancia de los organismos encontrados en parcelas de 1 m² de dos trayectos, separados a 1 m y 5 m de distancia, en la planicie fangosa del manglar de Llano Bonito, Golfito, Costa Rica.

Filo	Distancia		Total
	1 m	5 m	
Annelida	60	90	150
Brachiopoda	1	0	1
Chordata	3	9	12
Crustacea	27	41	68
Echinodermata	219	402	621
Mollusca	9	11	20
Nemertea	2	6	8
Platyhlminthes	0	3	3
Sipuncula	0	1	1
Total	321	563	884

Cuadro 2: Grupos taxonómicos, grupos tróficos y abundancia de los individuos encontrados en muestras de barreno de tres trayectos separados a 1 m, 5 m y 10 m de distancia, en la planicie fangosa del manglar de Llano Bonito, Golfito, Costa Rica.

Grupo taxonómico	Grupo trófico	Distancia			Total
		1 m	5 m	10 m	
Amphinomidae	Carnívoro	0	0	5	5
Amphipoda	Omnívoro	2	4	3	9
Bivalvia	Suspensívoro	2	4	0	6
Brachyura	Detritívoro	1	6	0	7
Capitellidae	Sedimentívoro subsuperficial	3	3	0	6
Caridea	Detritívoro	1	1	0	2
Cumacea	Omnívoro	0	2	0	2
Diptera	Detritívoro	1	0	0	1
Epitoco	Indet.	1	0	3	4
Eunicidae	Carnívoro	1	0	0	1
Gobiidae	Detritívoro	0	1	0	1
Goniadidae	Carnívoro	1	0	0	1
Hesionidae	Carnívoro	0	2	2	4
Isopoda	Omnívoro	1	0	1	2
Lumbrineridae	Sedimentívoro subsuperficial	1	3	3	7
	Indet.	0	0	5	5
Maldanidae	Sedimentívoro subsuperficial	4	0	1	5
Masa huevos de					
Gastrópodo	Indet.	5	0	1	6
Nemertea	Carnívoro	0	2	0	2
Neredidae	Carnívoro	3	0	3	6
Onuphidae	Carnívoro	1	0	0	1
Ophiuroidea	Detritívoro	0	1	0	1
	Indet.	0	0	3	3
Paraonidae	Sedimentívoro superficial	3	4	3	10
Pectinoridae	Suspensívoro	0	0	1	1
Pilargidae	Carnívoro	13	0	0	13
Sipuncula	Sedimentívoro subsuperficial	2	0	0	2
Terebellidae	Suspensívoro	0	1	0	1
Total		46	35	33	114

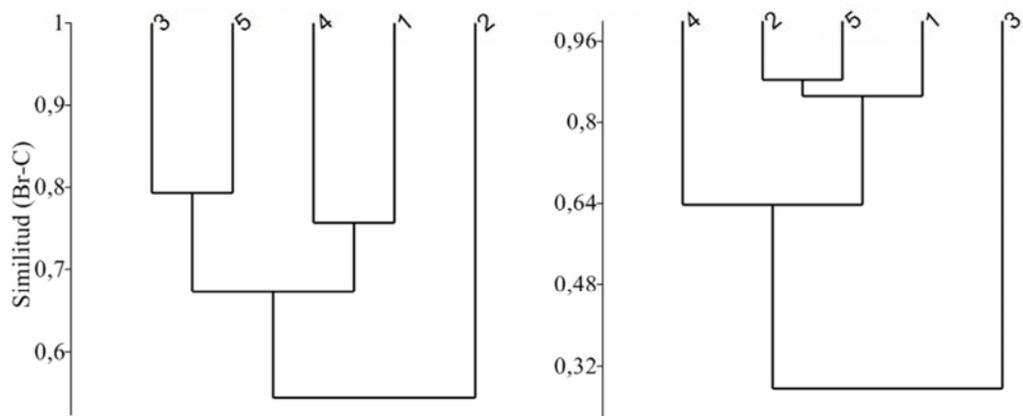


Fig. 1: Análisis de conglomerados con unión promedio del índice de similitud Bray-Curtis (Br-C) basado en la abundancia de los filos encontrados en a. cinco parcelas separadas a 1 m de distancia y b. cinco a 5 m de distancia, en la planicie fangosa del manglar de Llano Bonito, Golfito, Costa Rica.

Cuadro 3: Pruebas de Mantel realizadas para determinar la relación entre la composición de los grupos taxonómicos y tróficos y la distancia espacial en la planicie fangosa del manglar de Llano Bonito, Golfito, Costa Rica.

		Taxonómico		Trófico	
		R	p	R	p
Parcelas	1 m	0,08337	0,4370		
	5 m	0,4275	0,0652		
Barrenos	1 m	-0,5106	0,9384	0,2721	0,2862
	5 m	-0,1098	0,6318	-0,2247	0,6330
	10 m	-0,3491	0,6916	-0,3309	0,7684

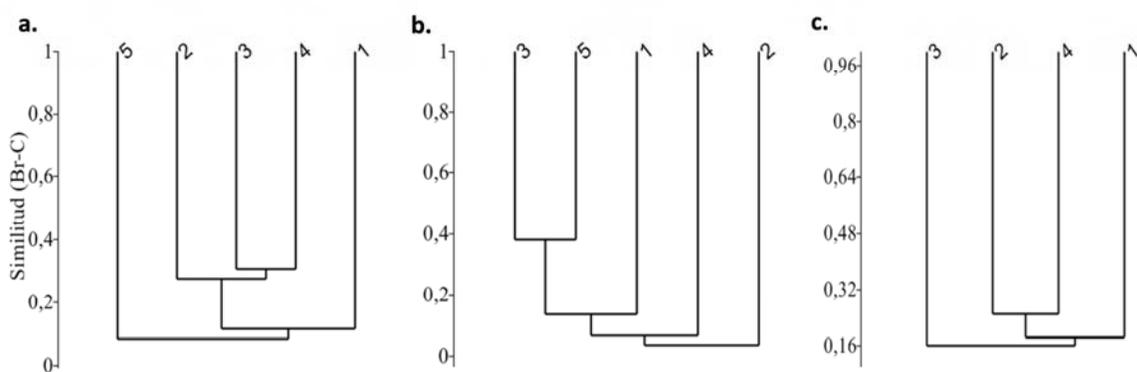


Fig. 2: Análisis de conglomerados con unión promedio de Bray-Curtis (Br-C) según el grupo taxonómico identificado en a. cinco muestras de barreno separados a 1 m de distancia, b. 5 m de distancia y c. cuatro a 10 m de distancia, en la planicie fangosa del manglar de Llano Bonito, Golfito, Costa Rica.

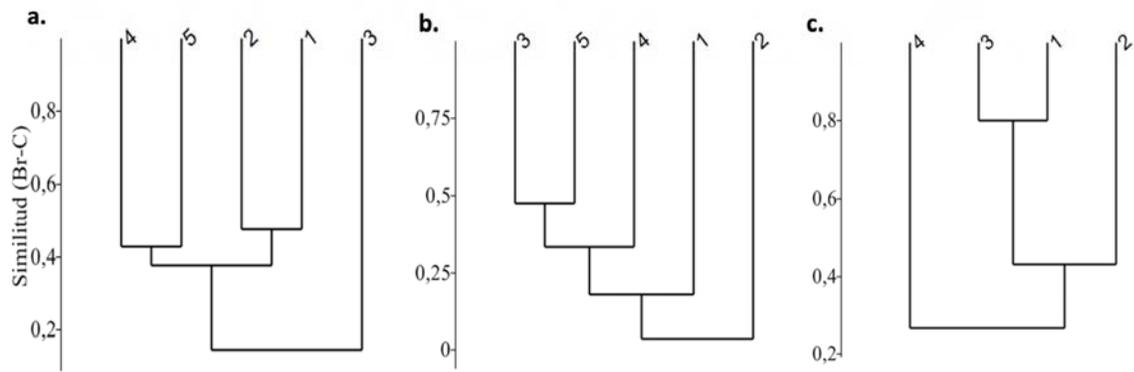


Fig. 3: Análisis de conglomerados de unión promedio de Bray-Curtis (Br-C) según el grupo trófico para a. cinco barrenos separados a 1 m de distancia, b. 5 m de distancia y c. cuatro a 10 m de distancia, en la planicie fangosa del manglar de Llano Bonito, Golfito, Costa Rica.

Cuantificación de la bioturbación en dos tipos de sustrato: lodo y arena.

Victoria Bogantes Aguilar

Coordinador: Jeffrey Sibaja

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; vikbogantes79@gmail.com

Resumen: Se conoce como bioturbación la alteración del sedimento por la acción de los organismos que viven, se desplazan o se alimentan en el, creando una mezcla entre factores biológicos, físicos y químicos, provocando pequeñas variaciones en la estructura y composición del sustrato. Se pueden encontrar diferentes tipos de bioturbación como huellas, tubos y hoyos, entre otros. Estas variaciones pueden tener efectos sobre las comunidades infaunales, así como en los macro invertebrados bénticos. El objetivo de este estudio fue determinar la similitud de bioturbaciones en sustrato lodoso y arenoso, comparando tanto el tipo como la cantidad de estructuras originadas mediante bioturbación. El estudio se llevó a cabo en el manglar de Llano Bonito y se trabajó en dos tipos diferentes de sustrato que fueron lodo y arena. Se muestrearon 10 cuadrículas de 50x50cm, y se cuantificó el tipo de bioturbación, las cuales fueron clasificadas en hoyos, montículos, huecos, huellas, tubos y caminos. Se obtuvo una mayor cuantificación de bioturbación en el sustrato lodoso, los huecos simples resultaron el tipo predominante de bioturbación para ambos sustratos. Según el análisis de componentes principales los huecos simples contribuyen con un 67% de la varianza total, aunque no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre ambos sustratos según esta variable. Se ha encontrado que los sedimentos de partículas finas permiten una mayor retención de agua durante la marea baja, protegiendo a los organismos de la desecación. El lodo además, resulta en un sustrato que se modifica más fácilmente, permitiendo la alteración de este por un mayor número de organismos. El tipo de estructura depende en parte de la consistencia del sedimento, así estructuras como los huecos sobresalientes por ejemplo, fueron más abundantes en el sustrato arenoso, el cual permite la construcción de estructuras permanentes. La alta variabilidad de los datos obtenidos en huecos simples sea probablemente la razón por la cual no se encontraron diferencias. En conclusión, se observó una mayor variedad y cantidad de bioturbación en el sustrato lodoso debido a las características propias para este sustrato, en donde los organismos que producen huecos simples y hueco con camino representaron el tipo más común de bioturbación

Palabras clave: bioturbación, invertebrados bentónicos, Golfito, playas lodosas

Los sedimentos intermareales proporcionan un sistema dinámico y productivo, en donde la columna de agua resulta en aguas poco profundas, haciendo que los procesos bénticos tiendan a ser más importantes que en sistemas pelágicos (Fanjul *et al.* 2011), tanto en la dinámica, como en el establecimiento de los organismos.

Se conoce como bioturbación la alteración del sedimento por la acción de los organismos que viven, se desplazan o se alimentan en el (Biles *et al.* 2002). Este proceso crea una mezcla entre factores biológicos, físicos y químicos provocando pequeñas variaciones en la estructura y composición del sustrato, alterando las dinámicas poblacionales (Zajac 2004). Se sabe que estas estructuras y actividades tienen efectos sobre

las comunidades infaunales, así como la distribución y abundancia de macro invertebrados bénticos.

Entre los sedimentos se pueden encontrar tipos diferentes de bioturbación como rastros y huellas, ocasionados por aves u otros organismos como gastrópodos al deslizarse por el sedimento. Se encuentran también hoyos, producto de la alimentación de organismos que viven dentro del sedimento, por ejemplo poliquetos y crustáceos, ocasionando un transporte vertical del sedimento de las capas más profundas hacia la superficie y viceversa. Este se considera como uno de los principales tipos de bioturbación. Otro tipo de hoyos también pueden ser producidos por depredadores de la macrofauna bentónica o por organismos que se encuentran en los rizomas de plantas, los cuales producen resuspensión del sedimento (Cadee 2001).

Por otra parte se encuentran los tubos subterráneos y los tubos que sobresalen por la superficie del sustrato, estas estructuras son producidas por poliquetos tubícolas principalmente, y crustáceos como anfípodos por ejemplo, capaces de construir galerías subterráneas, que en algunos casos pueden unirse formando redes (Cadee 2001).

La perturbación creada por los organismos excavadores como los huecos y tubos por ejemplo, ocasionan erosión y suspensión del sedimento, lo que contribuyen a la oxigenación del sustrato (Biles 2002). Esto podría afectar el comportamiento y actividad de algunos organismos teniendo efectos tanto positivos como negativos.

Sin embargo, el tipo de bioturbación no depende solamente de los organismos si no también del tipo y condiciones del sustrato. Los sustratos lodosos presentan menor tamaño de partículas que los sustratos arenosos por ejemplo (Little 2000), según la textura y tamaño del grano se considera lodo cuando las partículas no superan los 0.06 mm, mientras que la arena se le considera a las partículas que van entre los 0.06 a 2 mm (Grenne *et al.* 1994). Otra diferencia importante es la estabilidad o facilidad para modificar el sustrato según sea lodo o arena.

El objetivo de este estudio fue determinar la similitud de bioturbaciones en sustrato lodoso y arenoso, comparando tanto el tipo como la cantidad de estructuras originadas mediante bioturbación.

Materiales y métodos

El estudio se llevó a cabo el 16 de enero del 2012 en el manglar de Llano Bonito (8°38'23.30" N, 83°10'14.40" O), Golfito. Se trabajó en dos tipos diferentes de sustrato que fueron lodo y arena. Para cada sustrato se midió un transecto de 10m, con cuadrículas de 50x50cm, por lo que se muestrearon 10 cuadrículas por sustrato.

Para cada cuadrícula se cuantificó el tipo de bioturbación observada las cuales fueron clasificadas en hoyos, montículos, huecos, huellas, tubos y caminos. Los hoyos se refiere a hundimientos o leves depresiones en el sedimento, mientras que los huecos se identificaron como a aberturas u orificios en el sustrato. Además se encontraron diferentes tipos de huecos, ya que estaban los huecos simples, los huecos con pelotitas en los que se observó pelotitas del sedimento a la orilla del hueco, y huecos con sedimento cuando se observó pequeñas montañas de sedimento alrededor del mismo, estos generalmente presentaban un color más oscuro del sustrato superficial.

Para el análisis de los datos se realizó un análisis de conglomerados de unión promedio con distancia Bray-Curtis comparando el tipo de bioturbación obtenido para cada sustrato, para esto se utilizaron las frecuencias de cada tipo de bioturbación por cuadrícula, tanto en lodo como arena. Este análisis es una técnica que agrupa las variables buscando la máxima homogeneidad en cada grupo como lodo y arena por ejemplo, y la mayor diferencia entre los grupos (Flury 1997), en este caso los tipos de bioturbación.

Se empleó un análisis de componentes principales, mediante el programa estadístico PAST (Hammer *et al.* 2001). Finalmente se realizó la prueba t-student para analizar diferencias en los huecos simples entre los sustratos, para lo que se utilizó Excel 2007.

Resultados

Se cuantificó más bioturbación en el lodo (Fig. 1), excepto en los huecos con pelotitas, huellas de aves y tubos sobresalientes que fueron más comunes en el sustrato arenoso. Además los huecos simples fueron el tipo predominante de bioturbación para ambos sustratos.

Se observan dos grupos que corresponden a lodo y arena (Fig. 1), debido a diferencias entre la cantidad y tipo de bioturbación encontradas entre los sustratos. Esto coincide con lo obtenido para el análisis de conglomerados, sin embargo también se observa como las últimas cuadrículas del sustrato arenoso se agrupan dentro del lodo (Fig. 2).

El primer componente principal contribuyó con el 67% de la varianza total explicada, representado por la variable huecos simples (fig. 3, cuadro 1). Se tuvo un promedio de 10.4 y 14.6 huecos simples por cuadrícula para arena y lodo respectivamente (cuadro 2). Se utilizó la prueba t-student para probar si hay diferencias entre ambos sustratos debido a la variable de huecos simples, no mostró diferencias significativas ($t=1.096$, $gl.=9$, $p=0.30$).

Discusión

Durante el estudio se obtuvo una mayor bioturbación en el sustrato lodoso, se ha encontrado que sustratos con sedimentos de partículas finas permiten una mayor retención de agua durante la marea baja, protegiendo a los organismos de la desecación. Además la materia orgánica llega usualmente al sustrato y se acumula en los sedimentos, por lo que los organismos pueden vivir alimentándose del sedimento (Little 2000), lo que ocurre principalmente en sustratos lodosos. Estos factores facilitan la observación de las formas bioturbadoras durante la marea baja en el sustrato lodoso, mientras que en sustratos arenosos es posible que algunos rastros desaparezcan durante la marea baja.

El tipo de organismos que colonizan sustratos arenosos y lodosos varían entre sí; sin embargo, los rastros y estructuras bioturbadoras resultan similares (Dashtgard *et al.* 2008). El lodo resulta en un sustrato que se modifica más fácilmente, permitiendo la alteración de este por un mayor número de organismos (Meadows *et al.* 2011). Estos factores probablemente contribuyeron a una mayor cuantificación de bioturbación en el lodo.

Sin embargo, en otro estudio se encontró una mayor diversidad de estructuras bioturbadoras para sustratos arenosos, ya que el lodo puede constituir un sitio de estrés y de

mayor resistencia para los organismos (Dashtgard *et al.* 2008), debido a su consistencia espesa.

El tipo de estructura depende en parte de la consistencia del sedimento, así estructuras como los huecos sobresalientes por ejemplo, fueron más abundantes en el sustrato arenoso, el cual permite la construcción de estructuras más permanentes (Dashtgard *et al.* 2008), las cuales están generalmente ocupadas de manera continua.

Las últimas cuadrículas que se muestrearon en la playa arenosa tenían una composición más semejante al lodo, lo cual ayuda a explicar el porqué estas aparecen agrupadas con las cuadrículas del sustrato lodoso y no con las de arena.

Por otro lado la alta variabilidad de los datos obtenidos en huecos simples sea probablemente la razón por la cual no se encontraron diferencias, por lo que es recomendable aumentar el tamaño de la muestra, con el fin disminuir dicha variabilidad.

Los rastros o formas de bioturbación varían entre comunidades según sean las especies dominantes, además los diferentes comportamientos de las especies también generan diferencias en las estructuras bioturbadoras (Froede 2009), y por lo tanto diferencias en cuanto a la liberación de nutrientes y cantidad de sedimento suspendido.

Se sabe, que en la mayoría de sedimentos continuamente bioturbados, la bioturbación es el principal medio de transporte del sedimento, en donde la fauna tiene un impacto tanto en el flujo como en el reciclaje de nutrientes. Sin embargo, este impacto depende múltiples factores, por ejemplo los huecos producidos por organismos excavadores, afectan el movimiento de partículas mediante el transporte pasivo del sedimento. También se conoce de estructuras realizadas por los gusanos poliquetos, como los tubos, los cuales pueden tener un efecto en la disminución de silicatos y fosfatos, y un aumento en la liberación de nitrato (Mortimer *et al.* 1999). Así el tipo de bioturbación, resulta determinantes en el establecimiento y hábitat de los organismos (Zajac 2004).

En general, se pudo observar una mayor variedad y cantidad de bioturbación en el sustrato lodoso debido a las características propias para este tipo de sustrato, así como la facilidad de modificación del mismo, en donde los organismos que producen huecos simples y hueco con camino representaron la mayor alteración del sustrato.

Agradecimientos

A mis compañeros del grupo: Sebastián Alvarado, Diego Ocampo, Tito Sancho y Elena Vásquez por su ayuda en el muestreo y análisis de datos. Al profesor Jeffrey Sibaja por todas sus ideas y ayuda en este proyecto, y por hacernos pasar un buen rato en el barro. Así mismo, al profesor Jorge Lobo por sus correcciones durante la elaboración del informe.

Bibliografía

- Biles, C., D.M. Paterson, R.B. Ford, M. Solan & D.G. Raffaelli. 2002. Bioturbation, ecosystem functioning and community structure. *Hydrology and Earth System Sciences*. 6: 999–1005
- Cadee, G.C. 2001. Sediment Dynamics by Bioturbating Organisms. *Ecological Studies*. 151: 127-148

- Dashtgard, S., M. Gingras & G. Pemberton. 2008. Grain-size controls on the occurrence of bioturbation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 257: 224–243
- Fanjul, E., M. Bazterrica, M. Escapada, M. Grela & O. Iribarne. 2011. Estuarine, Coastal and Shelf Science. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92: 629-638
- Flury, B. 1997. *A First Course in Multivariate Statistics*. Springer, New York
- Froede, C. 2009. Sediment bioturbation experiments and the actual rock record. *Journal of creation*. 23: 3-5
- Grenne, H. G., M. M. Yoklavich, D. Sullivan & G. M. Cailliet. 1994. A geophysical approach to classifying marine benthic habitats: Monterey Bay as a model.
- 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
- Little, C. 2000. *The Biology of soft shores and estuaries*. Oxford, New York.
- Meadows, P., A. Meadows & J. Murray. 2011. Biological modifiers of marine benthic seascapes: Their role as ecosystem engineers. *Geomorphology* 157–158: 31–48
- Mortimer, R., J. Davey, M. Krom, P. Watson, P. Frickers & R. Clifton. 1999. The Effect of Macrofauna on Porewater Profiles and Nutrient Fluxes in the Intertidal Zone of the Humber Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 48: 683-699
- Zajac, R. 2004. Macrofaunal responses to pit–mound patch dynamics in an intertidal mudflat: local versus patch-type effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 313: 297– 315

Cuadros y Figuras

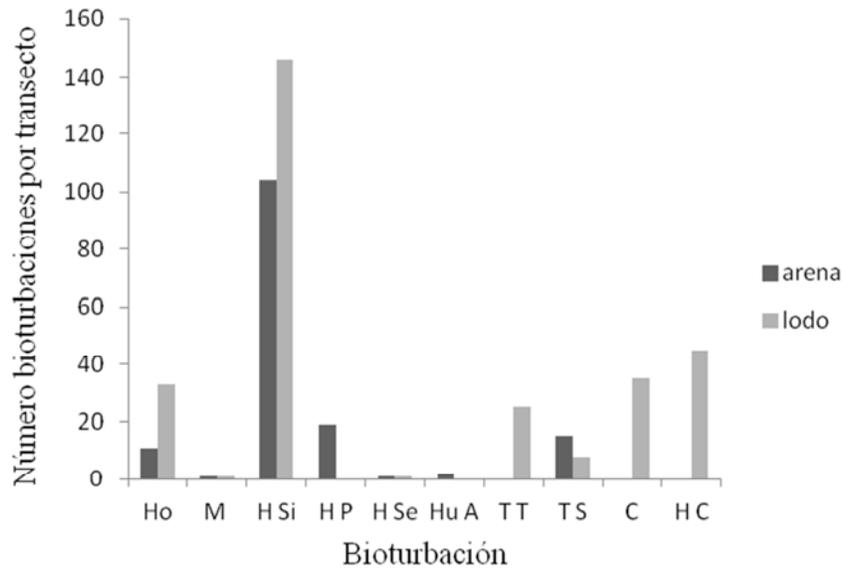


Fig. 1: Tipos de bioturbación en arena y lodo (Ho=Hoyo, M= Montículo, Hsi= Hueco simple, HP= Hueco Pelotas, Hse= Hueco con sedimento, HuA = Huella Ave, TT= Tubo con tentáculos, TS= Tubo sobresaliente, C=Camino, HC= Hueco con camino), Manglar Llano Bonito, Golfito, Puntarenas.

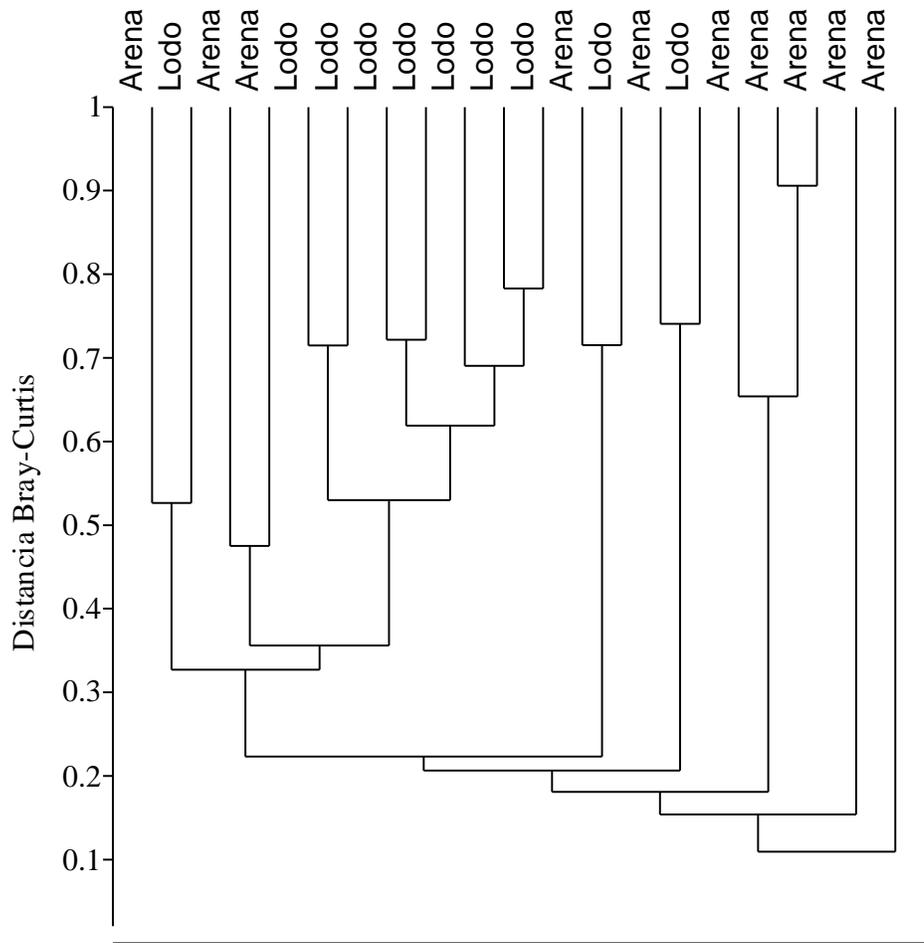


Fig. 2: Análisis de conglomerados utilizando el índice de Bray-Curtis, de las frecuencias de los diferentes tipos de bioturbación por cuadrícula en lodo y arena, Manglar Llano Bonito, Golfito, Puntarenas.

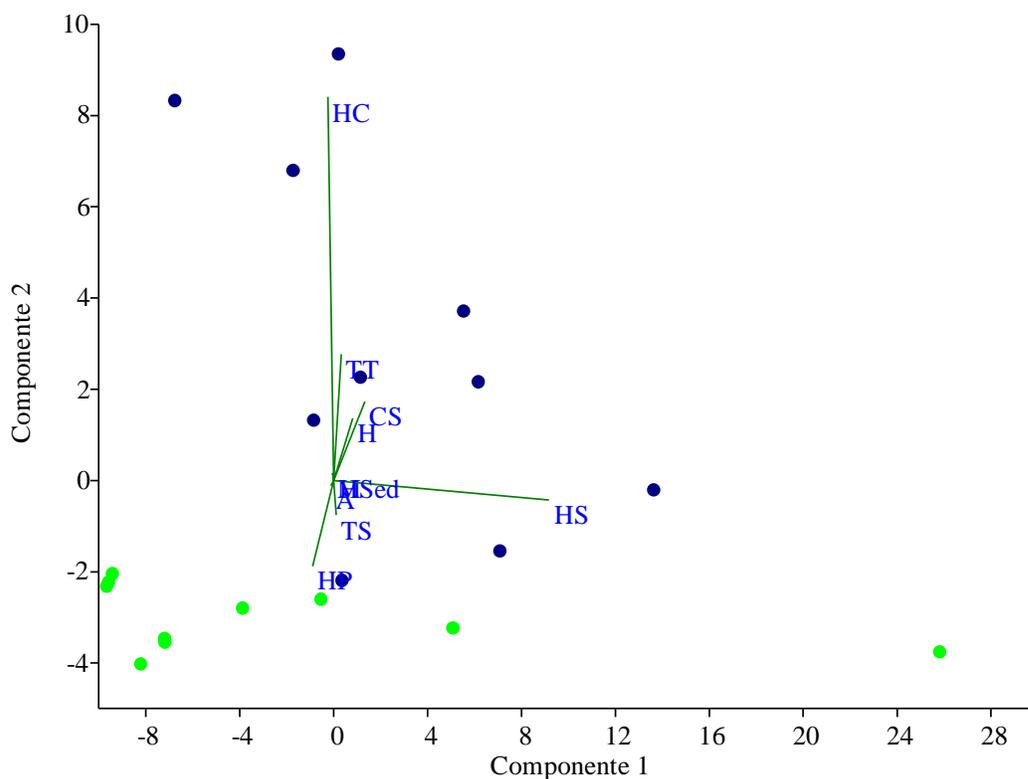


Fig. 3: Análisis de Componentes Principales para los tipos de bioturbación según sustrato (puntos azules=arena, puntos verdes=lodo; H=hoyo, M=montículo,HS=hueco simple, HP=hueco con pelotitas, HSed=hueco con sedimento, A=huella de ave, TT=tubo con tentáculos, TS=tubo sobresaliente,CS=camino simple,HC=hueco con camino), Manglar Llano Bonito, Golfito, Puntarenas.

Cuadro 2. Promedio y desviación estándar del número de bioturbaciones por transecto según cada sustrato, Manglar Llano Bonito, Golfito, Puntarenas.

Sustrato	Promedio	Desviación estándar
arena	10,4	10.54
lodo	14,6	5.06

Detectabilidad de la rana *Craugastor stejnegerianus* (Anura: Craugastoridae) en una población monocromática y en una policromática, según el microhábitat, la experiencia y el aprendizaje de los depredadores

Marianela Solís-DelValle

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; marianelasdv@gmail.com

Coordinadora: Beatriz Willink

Resumen: La diferencia en la coloración de los individuos de una misma especie, es un clásico ejemplo en donde la selección natural puede actuar, se cree que si las presas son suficientemente crípticas la probabilidad de ser detectadas por un depredador disminuye. *Craugastor stejnegerianus* es una ranita de hojarasca en la que podemos encontrar polimorfismo fenotípico, el objetivo de este trabajo es determinar si existen diferencias en las frecuencias de morfotipos de esta especie según la variación física que exista en el sustrato, además se pretende determinar si hay diferencias en la detectabilidad de los individuos en una población monocromática y en una policromática, según el microhábitat y el aprendizaje de los depredadores. Se encontró que los morfotipos pueden o no tener abundancias diferentes según el sustrato en el que se encuentren, sin embargo sí se encontraron diferencias en las abundancias de los morfotipos entre los dos sitios que fueron muestreados. Se tomaron fotos de las ranas en diferentes microhábitats y se le mostraron a personas que simulaban ser los depredadores, con esto se encontró que el tiempo de detección de los morfotipos no es diferente, sin embargo, la condición del depredador como experimentado o no experimentado es un factor que sí influye en el tiempo de detección. El flujo genético desde las áreas con baja depredación hacia las áreas con alta depredación podría mantener un alto grado de polimorfismo en los diferentes sitios debido a un balance entre el flujo genético y la selección por crípsis. El aprendizaje es uno de los componentes necesarios de numerosas formas de navegación animal, se ha observado que los animales con mayor edad y experiencia en general son mejores navegadores que animales jóvenes.

Palabras clave: Morfotipo, crípsis, experiencia, selección natural, flujo génico.

Las características de comunidades silvestres faunísticas, referidas a su composición, están directamente relacionadas con la gran complejidad de condiciones bióticas y abióticas que generan numerosos microhábitats a lo largo de gradientes altitudinales y latitudinales, por lo tanto restringen las poblaciones a diversas condiciones y a los recursos con las que cuentan (Sanders & Edge 1998). De este modo, un área física que ofrece una amplia complejidad estructural o heterogeneidad espacial, puede favorecer una mayor heterogeneidad en los individuos de una misma especie (Tews *et al.* 2004).

La diferencia en la coloración de los individuos de una misma especie, es un clásico ejemplo en donde la selección natural puede actuar disminuyendo el riesgo de detección de los diferentes morfotipos por parte de sus depredadores (Merilaita & Lind 2005). Debido a que muchos depredadores son sensibles al movimiento, se cree que si las presas son suficientemente crípticas la probabilidad de ser detectadas por un depredador disminuye (Ruxton *et al.* 2004). Para los ojos del depredador, entre más parecido sea el entorno visual, los colores y las formas del ambiente con el color y los patrones de la presa, va a haber más dificultad de detección (Endler 1978). La coloración críptica o camuflaje es algo que es muy común en ranas, ocurriendo en muchas taxa (Croshaw 2005). Particularmente en las poblaciones de ranas de hojarasca existe un gran polimorfismo fenotípico (Savage 2002), la

existencia en una especie de varios morfotipos podría ser una adaptación que busca retrasar el tiempo de detectabilidad por parte de sus depredadores como es el caso de *Craugastor stejnegerianus*.

C. stejnegerianus es una ranita de hojarasca cuyos adultos miden entre 15 y 21 mm (Savage 2002). En otras especies sus morfotipos están determinados genéticamente, y estos morfotipos se presentan en proporciones al azar en cada masa de huevos (Endler 1980). Todas estas ranas son cazadas por aves, serpientes, posiblemente mamíferos y hasta otras ranas. Las aves son posiblemente el depredador más importante y son aquellas en las que se conoce más sobre la formación de imagen de búsqueda (Gendron 1986).

El objetivo de este trabajo fue determinar si existen diferencias en las frecuencias de morfotipos de *C. stejnegerianus* según la variación física que exista en el sustrato. Se esperaba que hubiera un morfotipo más frecuente en cada sitio de estudio dependiendo del color, estado o tipo de hojarasca de cada lugar y que la abundancia de los morfotipos fuera diferente entre cada sitio.

El ser humano posee capacidades visuales muy similares a las aves (Gendron 1986), quienes son unos de los depredadores naturales de *C. stejnegerianus*, debido a lo que dicen Ruxton *et al.* (2004), Endler (1978) y Croshaw (2005) se piensa que la cantidad de morfotipos de esta rana afecta el tiempo de detectabilidad por parte de sus depredadores y que el tiempo de aprendizaje de los depredadores varía según la cantidad de encuentros que haya tenido antes con este tipo de presas, se espera que exista una diferencia en el tiempo de búsqueda entre los diferentes morfotipos en una población policromática, habiendo entonces unos más detectables que otros.

Por otro lado en este trabajo se pretende determinar si hay diferencias en el tiempo de detección de los depredadores en una población policromática y en una monocromática cuando el depredador es experimentado o no experimentado, también se quiere determinar si hay diferencias en el tiempo de detección de los depredadores cuando una población es monocromática o policromática. Esperamos también que conforme los depredadores vayan acumulando cantidad de encuentros con sus presas, el tiempo de detección de éstas vaya siendo cada vez menor.

Materiales y métodos

El trabajo se llevó a cabo del 14 al 16 de enero del 2012 en dos sitios del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, cerca del sector del antiguo naranjal, en una quebrada y en una fila, ambos sitios con características físicas del sustrato diferentes. La Fila era un sitio que presentaba hojarasca seca muy abundante, y La Quebrada tenía hojarasca más oscura húmeda y menos abundante. 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 – 190 msnm con una precipitación anual entre 3000 – 5000 mm (Maldonado 2005).

*Recolecta de datos.*_ En cada uno de los sitios se trazó un transecto en línea recta y se hicieron 16 cuadrículas de 10 x 3 m separadas por 5 m cada una. Cuatro personas se colocaban en las esquinas de cada cuadrícula y caminaban hacia el centro, recolectando todas los individuos de *C. stejnegerianus*. Se tomaron fotos ubicando las ranas en un sustrato previamente preparado con material del sitio muestreado de forma que quedara lo más parecido posible al natural, para utilizarlas en la segunda parte del trabajo. Las fotos se

agruparon en los cinco morfotipos encontrados y se nombraron de la siguiente forma: 1- oscuro puntitos blancos (OPB) (Fig. 1a), 2- intermedio raya al centro (IRC) (Fig. 1b), 3- dos rayas amarillas (DRA) (Fig. 1c), 4- marmoleada (MAR) (Fig. 1d), 5- maderita (MAD) (Fig. 1e).

*Simulación de Poblaciones.*_ Para los depredadores (personas) se simuló la existencia de dos poblaciones de *C. stejnegerianus*, una monocromática y una policromática con las fotos tomadas, cada uno con 20 fotos. La “población policromática” contenía fotos al azar de 17 individuos de todos los morfotipos encontrados. La “población monocromática” tenía 17 fotos de diferentes individuos de solo el morfotipo IRC, el cual fue seleccionado al azar, y 3 fotos con sólo la muestra del sustrato.

*Experimentación con depredadores.*_ Se entrevistó a la mayor cantidad de personas que se pudo encontrar y se dividieron en “experimentados” y “no experimentados” como un control sobre el grado de capacidad que pueden tener los depredadores para encontrar presas. Se obtuvieron entonces 10 “depredadores” experimentados, quienes eran personas que ya conocían esta especie, y 28 “depredadores” no experimentados que eran personas que no conocían esta especie. Todos los “depredadores” se separaron en dos grupos, cada uno con igual cantidad de experimentados y no experimentados, a cada depredador del grupo 1 se les mostró las fotos de la “población policromática” y a los del grupo 2 las de la “población monocromática”. Cada “depredador” fue llevado por aparte a una computadora de 13” en donde primero se le mostraron diferentes fotos de la rana *C. stejnegerianus* para que tuvieran una imagen de búsqueda, y luego se les mostró el juego de fotos de cada población (monocromática y policromática) según el grupo de depredadores al que pertenecía. Cada foto se mostraba por un máximo de 30 s, en este tiempo el “depredador” debía intentar encontrar la rana y señalarla en el instante en el que la encontraba para documentar el tiempo de detección para cada foto.

*Análisis estadístico.*_ Para la primera y segunda hipótesis se harán ANDEVAs solo si los datos cumplen los requisitos de normalidad y homocedasticidad, en el caso contrario se utilizará una prueba no paramétrica (χ^2), y para el resto de las hipótesis se hicieron regresiones.

Resultados

Se recolectaron 78 individuos de *C. stejnegerianus*, 40 en La Fila y 38 en La Quebrada. La proporción de individuos por morfotipo es diferente entre La Quebrada y La Fila ($\chi^2=16.06$; $gl=4$; $p=0.001$; Fig. 2), también se obtuvo que en La Fila se encontró que mínimo uno de los morfotipos tiene una abundancia diferente a la de los demás, el OPB tuvo la mayor abundancia mientras que DRA y MAD tuvieron la menor abundancia ($\chi^2=13.25$; $gl=4$; $p=0.01$; Fig.2), en cambio en La Quebrada no se encontraron diferencias en la abundancia de los diferentes morfotipos ($\chi^2=4.63$; $gl=4$; $p=0.33$; Fig. 2).

En una población policromática el tiempo de detección entre los morfotipos no es significativamente diferente ($F_{1/316}=1.58$; $p=0.180$), pero entre depredadores experimentados y no experimentados el tiempo de detección de presas según el morfotipo si difiere ($F_{1/316}=13.97$; $gl=1$; $p=0.001$) siendo los depredadores experimentados a los que les toma menos tiempo encontrar a sus presas (Fig. 3). En la población monocromática, el tiempo de detección de las presas no varió según el número de encuentros ($F_{1/277}=0.25$;

$p=0.616$), esta respuesta tampoco cambió según la condición del depredador como experimentado o no experimentado ($F_{1/277}=0.729$; $p=0.393$) (Fig. 4).

Se determinó que el hecho de que la población sea policromática o monocromática es un factor que no influye en el tiempo de detección por parte de los depredadores ($F_{1/592}=0.14$; $p=0.069$; Fig. 5), sin embargo, esta condición si se ve afectada según el número de encuentros que se tengan en cada población ($F_{1/592}=19.56$; $p<0.001$; Fig. 5).

Discusión

Los humanos pueden no ser sujetos representativos de todos los depredadores de *C. stejnegerianus* que existen, aunque tengan la visión muy parecida a la de las aves, esta rana puede estar siendo depredada por otras ranas, mamíferos o serpientes (Savage 2002). Y los métodos utilizados pueden no ser los mejores para llegar a conclusiones sobre la detectabilidad de los diferentes morfotipos de *C. stejnegerianus*.

Una de las zonas menos exploradas del cripticismo, es la optimización de la coloración en hábitats heterogéneos formados por dos o más microhábitats diferentes (Merilaita *et al.* 1999), sin embargo, la mayoría de los animales viven en estos hábitats visualmente irregulares, esto es un problema evidente para ellos, debido a que la cripsis es una adaptación específica, y se espera que el aumento de cripsis en un microhábitat implique la disminución en otro (Sandoval 1994), esto ayudaría un poco a explicar el hecho de que *C. stejnegerianus* sea una especie policromática. Sin embargo una de las consecuencias inmediatas de las predicciones sobre el patrón de los colores de los animales y las observaciones de que el tiempo de detección de los morfotipos no es significativamente diferente es que un morfotipo de una especie no es necesariamente el mejor o el más exitoso en un lugar en particular.

En los hábitats heterogéneos se pensaba que el grado de cripsis era más alto en el microhábitat en el que el riesgo de encontrarse con un depredador era el más alto (Endler 1978). Sin embargo Merilaita *et al.* (1999) demostró que esto no era estrictamente necesario, muchos morfotipos pueden ser igualmente aptos para confundirse, siempre y cuando el color y los patrones que estos tengan se parezcan al sustrato (Endler 1980). El flujo genético desde las áreas con baja depredación hacia las áreas con alta depredación podría mantener un alto grado de polimorfismo en los diferentes sitios debido a un balance entre el flujo genético y la selección por cripsis (Edler 1980).

Las ranas de hojarasca *C. stejnegerianus* pueden tener este tipo de coloración policromática compleja debido a que viven en ambientes con un contexto visual complejo.

Sin embargo, en el trabajo no se hizo distinción entre La Fila y La Quebrada cuando se midió el tiempo de detección de los diferentes morfotipos, por lo tanto, si bien no se obtuvo diferencia en cuanto a esto, no se sabe si se hubiera tenido el mismo resultado al hacer la separación por sitio. Se recomienda entonces tomar el tiempo de detección de los morfotipos separándolos según el sitio de estudio o el tipo de sustrato para averiguar si los morfotipos que tienen un tiempo de detección mayor son los más exitosos en el sitio.

Los investigadores piensan que el aprendizaje es uno de los componentes necesarios de numerosas formas de navegación animal y esto se basa en la observación de que los animales con mayor edad y experiencia en general son mejores navegadores que animales jóvenes de la misma especie (Hill & Wyse 2006), si bien se obtuvo una diferencia en el

tiempo de detección de la presa conforme se iban acumulando los encuentros entre la presa y el depredador, el aprendizaje realmente no fue un factor que se pudiera medir con los datos tomados.

Para trabajos futuros se recomienda entonces hacer parcelas mas grandes y separadas, y hacer repeticiones con tiempos definidos, para evitar la pseudoreplicación, además todas las fotos deberían manejarse de alguna forma para que tengan el mismo grado de dificultad para encontrar la presa, mejorar las condiciones lumínicas de las fotos y que se presenten en una escala real de lo que se presenta en la naturaleza; repetir el experimento en diferentes momentos con el mismo depredador sería bueno para así poder medir realmente el grado de aprendizaje de cada individuo con respecto a la población que se le presentaba.

Bibliografía

- Croshaw, D. A. 2005. Cryptic behavior is independent of dorsal color polymorphism in juvenile northern leopard frogs (*Rana pipiens*). *Journal of Herpetology* 39:125-129.
- Endler, J. A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology* 11:319-364.
- Endler, J. A. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34:76-91.
- Gendron, R. P. 1986. Searching for cryptic prey: evidence for optimal search rates and the formation of search images in quail. *Animal Behaviour* 34:898-912.
- Hill, R. W. & G. A. Wyse. 2006. *Fisiología Animal*. Editorial Médica Panamericana 1038p.
- 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.
- Merilaita, S. & J. Lind. 2005. Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proceedings of Royal Society B* 272:665-670
- Merilaita, S., J. Tuomi & V. Jormalainen. 1999. Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biological Journal of the Linnean Society* 67:151-161.
- Ruxton, G. D., T. N. Sherratt & M. P. Speed. 2004. *Avoiding Attack: the Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals, and Mimicry*. Oxford University Press 204 - 249 pp.
- Sanders, T. & W. Edge. 1998. Breeding bird community composition in relation to riparian vegetation structure in western United States. *Journal Wildlife Management* 63:461- 473.
- Sandoval, C. P. 1994. Differential visual predation on morphs of *Timema cristinae* (Phasmatodeae: Timemidae) and its consequences for host range. *Biological Journal of the Linnean Society* 52:341-356.
- Savage, J. M. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A herpetofauna between two continents, between two seas*. The University of Chicago Press.

Tews, J. Brose, U. Grimm, V. Tielbörger, K. Whicham, M. C. Schawager, M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat: the importance of keystone structures. *Journal Biogeography* 31:79-82

Cuadros y Figuras



Fig.1: Morfotipos de *Craugastor stejnegerianus* encontrados cerca del naranjal en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. a) Oscuro puntitos blancos: OPB, b) Intermedio raya centro: IRC, c) Dos rayas amarillas: DRA, d) Marmoleada: MAR, e) Maderita: MAD

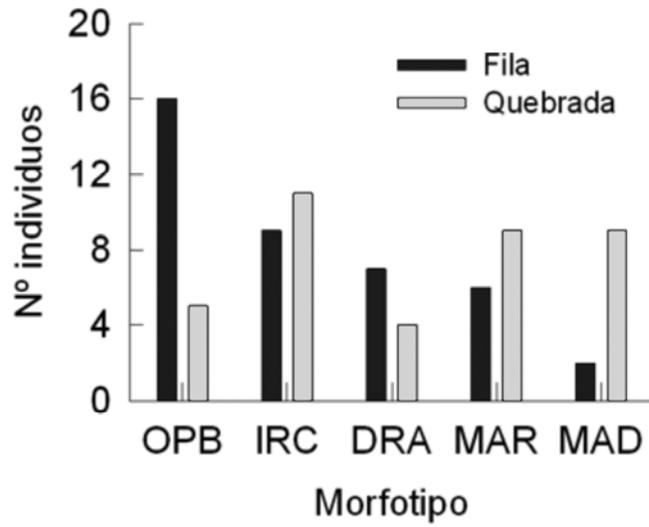


Fig. 2: Número de individuos de *C. stejnegerianus* según morfotipo encontrados en La Quebrada y en La Fila.

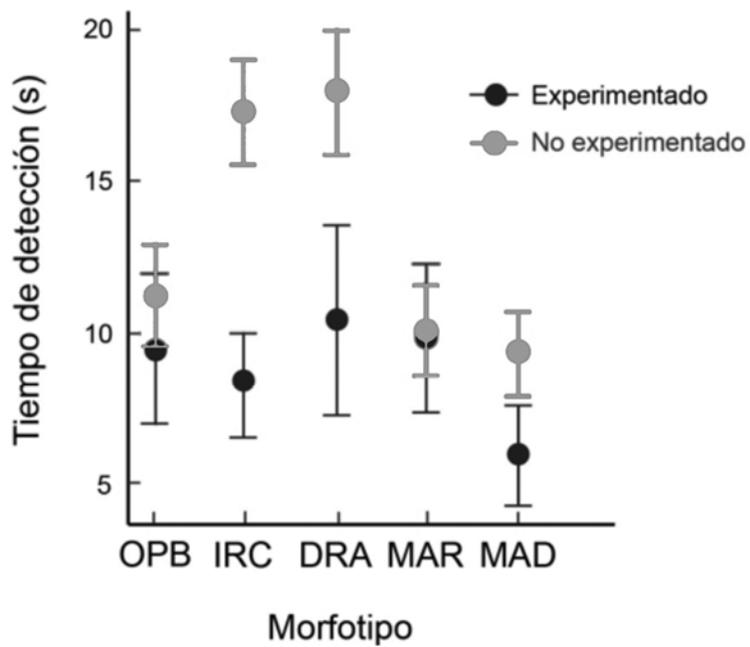


Fig. 3: Tiempo de detección de los diferentes morfotipos de *C. stejnegerianus* en la población policromática para depredadores experimentados y no experimentados.

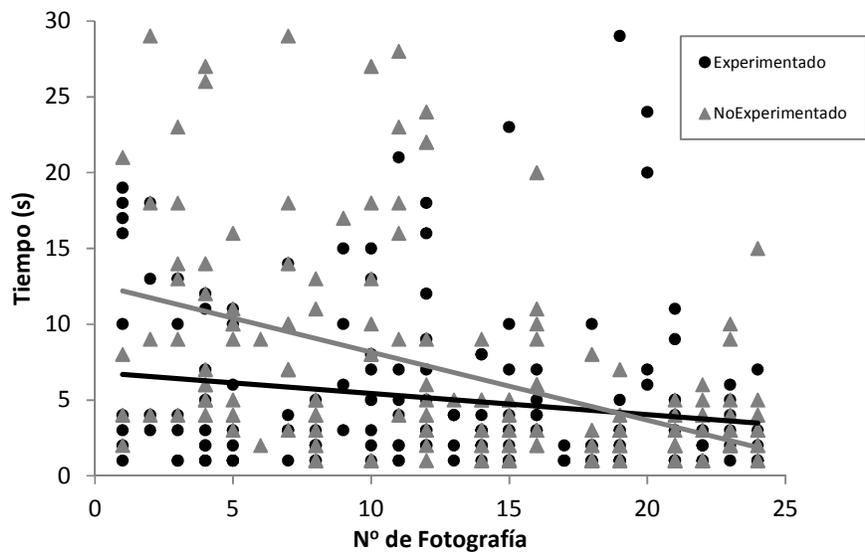


Fig. 4: Tiempo de detección de la presa según la condición del depredador en una población monocromática.

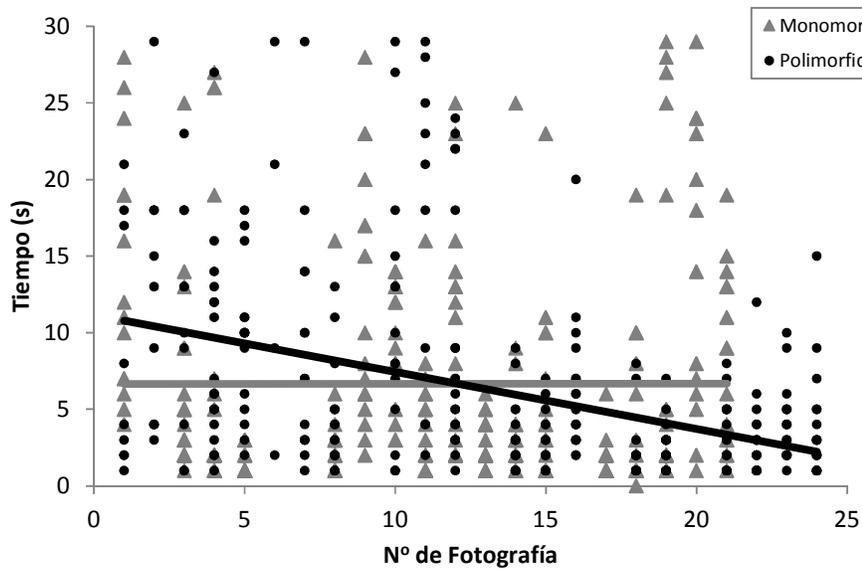


Fig. 5: Tiempo de detección de la presa según la población.



Trabajos grupales realizados en Rincón de Osa

Diversidad, abundancia y riqueza de macroinvertebrados bentónicos en tres tipos de sustrato marino en Golfo Dulce, Costa Rica

Elena Vásquez

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; elena019@gmail.com

Coordinador: Jorge Cortés

Resumen: El Golfo Dulce es un sistema único en los trópicos, que se encuentra rodeado de distintos ecosistemas como pastos marinos, manglares y pequeños parches de arrecifes coralinos, que presentan diferencias en la composición de los sedimentos marinos. En estos sitios se determinó la diversidad, abundancia y riqueza de macroinvertebrados bentónicos, por medio del estudio de una muestra de 500 g de los diferentes sustratos, colectados manualmente a una profundidad menor a los 5 m y filtrados a través de un tamiz de 500 µm. Se encontró un total de 240 individuos pertenecientes a 18 grupos taxonómicos, en los que predominan poliquetos (Polychaeta), crustáceos (Crustacea) y moluscos (Mollusca). Se encontró diferencias en la abundancia de individuos, pero no en la riqueza de grupos entre los sitios, lo mismo ocurrió con la diversidad y equitatividad, la cual fue muy similar en los tres sitios estudiados. Por lo cual, el sustrato marino afecta la abundancia de individuos, sin embargo, no afecta la composición en cuanto a diversidad y riqueza de grupos de macroinvertebrados bentónicos en los tres sitios estudiados.

Palabras claves: costa Pacífica, sedimentos marinos, poliquetos, moluscos, crustáceos.

El Golfo Dulce es un sistema considerado como un sitio único en los trópicos debido a su semejanza con un fiordo. Se caracteriza por ser un sistema de poco a medianamente productivo, similar a un sistema oceánico, de gran importancia por la diversidad biológica que posee y su bajo desarrollo costero (Quesada y Cortés 2006).

Los macroinvertebrados bentónicos son parte fundamental de los ecosistemas marinos y cumplen funciones esenciales en la descomposición de la materia orgánica y en el ciclo de los sedimentos marinos. Además, permiten la oxigenación del bentos mediante la modificación de las capas superficiales del sedimento, a través de pequeñas bioturbaciones de gran importancia ecológica (Kristensen y Blackburn 1987, Hansen y Kristense 1997, Banta *et al.* 1999, Mermillod-Blondin *et al.* 2004). Estos organismos habitan principalmente en fondos suaves a diferentes profundidades y se encuentran entre los grupos más importantes en evaluaciones de estado ambiental de los ecosistemas (Echeverría 2009).

En el Golfo Dulce, se pueden caracterizar muchos ambientes o sistemas con amplias diferencias en el sustrato marino (Hebbeln y Cortés 2001), en aguas poco profundas, se observan principalmente tres de ellos: arrecifes, pastos marinos, y manglares (Quesada y Cortés 2006). Los arrecifes coralinos del Golfo Dulce se han deteriorado en los últimos años como consecuencia de la alta deforestación que se ha presentado en esta zona, que ha aumentado la cantidad de sedimento que es arrastrado por los ríos. En la parte interna del Golfo (Punta Islotes) se puede observar una alta cobertura de coral vivo y muerto de *Porites lobata*, y coral muerto de *Pocillopora damicornis* y *Psammocora stellata* (Cortés 1990). Por lo que, además de las altas descargas de sedimentos provenientes de los ríos y manglares (Hebbeln y Cortés 2001), la alta cobertura de coral muerto aporta gran cantidad de escombros al sedimento marino en estas zonas.

Los pastos marinos son importantes componentes ecológicos de los ecosistemas costeros, ya que tienen la capacidad de filtrar nutrientes y contaminantes de las aguas, así como colonizar y estabilizar los sedimentos y proveer cierta protección contra la erosión de las costas (Quesada y Cortés 2006). En el Golfo se encuentra la especie de pasto marino *Halophila baillonii*, una de las dos especies reportadas en la costa Pacífica para Costa Rica, que se sitúa en sitios donde predomina el sustrato arenoso, estos sitios han sido poco estudiados y no existen estudios ecológicos publicados sobre esta especie en nuestro país (Cortés y Salas 2009).

Los manglares situados en el Pacífico sur de nuestro país, son los más desarrollados y cuentan con mayor diversidad de especies en comparación con otras zonas de manglar en Costa Rica (Polanía 1993). Además, son de importancia como áreas de crianza para especies comerciales, como el camarón (Jesse 1996). Se caracterizan por un sustrato marino muy fino (arcilloso) y fangoso, ya que estas zonas acarrean un alto flujo de nutrimentos, sedimentos y materia orgánica, derivados principalmente de la actividad humana (Umaña 1998, Quesada y Cortés 2006, Echeverría 2009).

El Golfo Dulce es un sistema muy heterogéneo que se distingue física y biológicamente, y es posible observar diferencias en el plancton, bentos, arrecifes de coral, mangles y otros ecosistemas. Por lo cual, el objetivo del trabajo es determinar la diversidad, abundancia y riqueza de macroinvertebrados bentónicos en tres sistemas marinos con diferentes sustratos en el Golfo Dulce, Costa Rica.

Materiales y métodos

Sitio de estudio.— El trabajo se realizó del 19 al 21 de enero del 2012 en Golfo Dulce, Costa Rica. Se muestreo tres sitios y se clasificaron según el tipo de sustrato: arrecife con sustrato escombros-arenoso (Punta Islotes; 8°43'48"N, 83°23'25"W), pastos marinos con sustrato arenoso (Playa Real; 8°42'57"N, 83°25'33"W) y manglar con sustrato arcilloso (desembocadura Río Rincón; 8°41'8"N, 83°27'56"W).

Diseño experimental.— En cada sitio se tomó 9 muestras de aproximadamente 1 kg de sedimento y se colocó en bolsas plásticas, esta colecta se realizó manualmente mediante varias inmersiones a una profundidad menor a los 5 m. Posteriormente, el sedimento se filtró a través de un tamiz de 500 μm y se tomó 500 g de muestra, la cual se observó al estereoscopio. Los individuos encontrados se cuantificaron y se identificaron a nivel de grupo, ya que no fue posible a nivel de especie.

Análisis estadístico.— Se realizó una prueba de bondad-ajuste Chi-cuadrado para determinar diferencias entre la abundancia y riqueza de grupos en los tres sitios. Se calculó el índice de diversidad *Shannon-Wiener* en base 10 y la equitatividad (J), no se determinó diferencias significativas debido a que los tres sitios fueron muy similares entre sí y el tamaño de muestra fue pequeño. La similitud entre los sitios se calculó mediante un análisis de conglomerados (análisis Cluster), utilizando el programa estadístico PAST (Hammer y Harper 2005) y haciendo uso de la distancia de Bray-Curtis, la cual es un índice de disimilitud, utilizada para mostrar la similitud entre los sitios marinos.

Resultados

Se cuantificó un total de 240 individuos pertenecientes a 18 grupos taxonómicos, sólo 6 de ellos se encontraron en los tres sitios muestreados (Amphipoda, Decapoda,

Polychaeta, Bivalvia, Gastropoda y Ophiuroidea). El grupo más abundante fue Polychaeta con 100 individuos en total y los menos abundantes fueron Ostracoda, Stomatopoda, Nematoda, Echinoidea, Nemertea, Ectoprocta y Platyhelminthes con un individuo cada uno (Cuadro 1). En los tres sitios predominó la presencia de poliquetos (Annelida), crustáceos (Crustacea) y moluscos (Mollusca), sin embargo, el porcentaje más alto de poliquetos predominó en manglar con un 70% ($\chi^2=16.11$, g.l.=2, $p<0.01$), la mayor cantidad de crustáceos se encontró en arrecife con un 40% ($\chi^2=21.91$, g.l.=2, $p<0.01$) y los moluscos predominaron en pastos marinos con un 35% ($\chi^2=22.92$, g.l.=2, $p<0.01$; Fig. 1).

La mayor abundancia de organismos se encontró en el sitio arrecife y la menor en manglar ($\chi^2=8.43$, g.l.=2, $p=0.01$). La mayor cantidad de grupos taxonómicos ($S=13$) se registró en el sitio pastos marinos, el cual posee 9 grupos en común con el sitio arrecife y 6 con manglar. Asimismo, los sitios arrecife y manglar comparten 6 de los grupos hallados en el estudio (Cuadro 1). Sin embargo, la diferencia entre el número de grupos taxonómicos encontrados en los diferentes sitios no es significativa ($\chi^2=0.72$, g.l.=2, $p=0.69$).

La mayor equitatividad y diversidad se presentó en pastos marinos y la menor en el sitio manglar (Cuadro 1). Además, se encontró que los sitios pastos y arrecife comparten una mayor similitud, mientras que el sitio manglar difiere en mayor grado de estos dos lugares (Fig. 2).

Discusión

El Golfo Dulce es un sitio ampliamente diverso, que cuenta con gran cantidad de especies de macroinvertebrados registradas para el sitio (Nichols-Driscoll 1976, Cruz 1999, Dean 1996, Jesse 1996, Castro y Vargas 1996). En este estudio se encontró la presencia de 18 grupos taxonómicos en pocas muestras ($n=27$), con la predominancia de tres Filas (Annelida, Crustacea y Mollusca), lo cual representa la alta heterogeneidad de grupos y la importancia ecológica de estos hábitats para estos organismos.

La cantidad de poliquetos fue predominante en los tres sitios, sin embargo presentó un alto porcentaje de individuos en el sitio arcilloso (manglar). El número tan alto de poliquetos en los tres sitios, concuerda con los estudios realizados por Nichols-Driscoll (1976) y Dean (1996), los cuales reportan más de 40 especies de poliquetos béticos pertenecientes a 25 familias, sin embargo estos estudios no reportan datos de abundancia. En comparación, León-Morales y Vargas (1998) reportan abundancias de 1506 individuos para este grupo, en distintas estaciones a través del Golfo, siendo más abundantes los sitios localizados en el interior del Golfo Dulce. Este grupo (Polychaeta) es altamente diverso (Dean 2004), lo cual le permite la colonización de diferentes hábitats y se ha considerado algunas especies como indicadores de ambientes con contaminación orgánica (Dean 2001). Por lo que, sería interesante estudiar cuáles son las especies que habitan en el sitio manglar, que se caracteriza por acarrear gran cantidad de materia orgánica y nutrientes provenientes de los ríos, muchos derivados de la actividad humana.

La mayor abundancia de moluscos y crustáceos fue predominante para los sitios pastos marinos y arrecife respectivamente, mientras que en el manglar estos invertebrados son representados por un porcentaje muy bajo en comparación con los otros sitios (Fig. 1), lo cual no concuerda con Quesada y Cortés (2006) quienes comentan que al menos 81 especies de moluscos habitan en manglares en la costa Pacífica sur de nuestro país y que consideran que los diferentes ambientes que ofrece el manglar y las condiciones especiales

presentes en los gradientes de salinidad y convergencia, hacen de este ecosistema uno de los más ricos en fauna del planeta. Además, Jesse (1996) considera que los pequeños parches de manglar en la parte interna del golfo parecen tener importancia como áreas de crianza de especies comerciales de crustáceos, los cuales fueron escasos en nuestro muestreo en este sitio. Sin embargo, si se halló una mayor cantidad en pastos marinos y arrecife, lo cual es importante debido a que estas zonas son utilizadas en algún momento de su ciclo de vida, como sitios de reproducción o como juveniles (Quesada y Cortés 2006).

En los tres sustratos (escombro-arena, arenoso y arcilloso) se encontró una composición muy similar en cuanto a diversidad y riqueza de grupos de macroinvertebrados bentónicos, por lo que estos tres ecosistemas poseen los requerimientos necesarios para la supervivencia de los grupos hallados en el estudio. Sin embargo, la limitación en el número de individuos es determinada por el sustrato, que se explica por el tamaño del grano y la disponibilidad de oxígeno y de nutrientes.

La zona menos abundante fue el sustrato arcilloso (manglar), que se caracteriza por un tamaño de grano muy fino tipo arcilloso, modificable fácilmente y que limita la disponibilidad de oxígeno, sin embargo, este sitio cuenta con gran cantidad de nutrientes y gran cantidad de sólidos en suspensión en la columna de agua (Umaña 1998). Mientras que la zona más abundante fue el arrecife (sustrato escombro-arena), que posee un tamaño de grano grueso en comparación con el sustrato del manglar, y que permite una mayor disponibilidad de oxígeno, posee menos nutrientes que el manglar, sin embargo, recibe enormes cantidad de sedimentos provenientes de los ríos (Hebbeln y Cortés 2001). En la zona de pastos marinos (arena), se registró una abundancia intermedia, lo cual es comprensible debido a que este sitio posee características intermedias entre los sitios descritos anteriormente. Por lo cual, se observa un gradiente en la abundancia de organismos de acuerdo a las características de los sustratos de los sitios, y que muchos de estos individuos prefieren sitios con mayor disponibilidad de oxígeno y mayor estabilidad.

Los sitios pastos marinos y arrecifes comparten una mayor similitud (Fig. 2), debido a que poseen una mayor cantidad de grupos en común (9 grupos) y el manglar posee grupos que no se hallaron en los otros ambientes como Nemertea, Sipunculida y Platyhelminthes (Cuadro 1). Además, cabe destacar que la cercanía de los sitios arrecife y pastos marinos es mucho mayor en comparación con el manglar y presentan condiciones físico-químicas muy similares entre sí que cambian en mayor grado en el sustrato arcilloso.

En conclusión, la mayor abundancia de organismos se encontró en el sustrato escombro-arena (arrecife) y el grupo de organismos más numeroso fue Polychaeta en el sitio manglar (sustrato arcilloso), mientras que la cantidad de grupos taxonómicos no presentó diferencias significativas entre los sustratos. Además, se encontró que el tipo de sustrato marino afecta la abundancia de los grupos de organismos presentes, pero no afecta la diversidad ni la riqueza de grupos presente en los tres sistemas marinos.

Agradecimientos

A los profesores Jorge Cortés y Federico Bolaños, y a mis compañeros de grupo Victoria Bogantes, Aldo Farah, Álvaro Picado y Marianela Solís-DelValle.

Bibliografía

- Banta, G. T., M. Holmer, M. H. Jensen & E. Kristensen. 1999. Effects of two polychaete worms, *Nereis diversicolor* and *Arenicola marina*, on aerobic and anaerobic decomposition in a sandy marine sediment. *Aquatic Microbial Ecology* 19:189-204.
- Brusca, R. & G. Brusca. 2003. *Invertebrados*. McGraw-Hill.
- Castro, M. & R. Vargas. 1996. Annotated list of species of marine crustaceans (Decapoda and Stomatopoda) from Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 44:87-95.
- Cortés, J. & E. Salas. 2009. Seagrasses, pp. 119-122 *In*: I. S. Wehrtmann & J. Cortés, eds. *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America. Monographiae Biologicae* 86.
- Cortés, J. 1990. The coral reefs of Golfo Dulce, Costa Rica: distribution and community structure. *Atoll Research Bulletin* 344: 1-36.
- Cruz, R. A. 1999. Moluscos de manglar: especies de importancia comercial con posibilidades de manejo. *In*: T. Ammour, A. Imbach D. Suman & N. Windevoxhel, eds. *Manejo Productivo de Manglares en América Central. Serie Técnica No.7*, CATIE, Turrialba.
- Dean, H. 1996. Polychaete worms (Annelida) collected in Golfo Dulce, during the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Revista de Biología Tropical* 44: 81-86.
- Dean, H. 2001. Capitellidae (Annelida: Polychaeta) from the Pacific Coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 49:69-84.
- Dean, H. 2004. Marine biodiversity of Costa Rica: Class Polychaeta (Annelida). *Revista de Biología Tropical* 52:131-181.
- Echeverría, S. 2009. Uso de la tierra y transporte de sólidos en suspensión, cuenca del Río Rincón, Península de Osa, Costa Rica. *Maestría en Manejo de Recursos Naturales, Universidad Estatal a Distancia, Costa Rica*.
- Hammer, Ø. & D. Harper. 2005. *Paleontological Data Analysis*. Blackwell, Malden.
- Hansen, K. & E. Kristense. 1997. Impact of macrofaunal recolonization on benthic metabolism and nutrient fluxes in a shallow marine sediment previously overgrown with macroalgal mats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 45:613-628.
- Hebbeln, D. & J. Cortés. 2001. Sedimentation in a tropical fjord: Golfo Dulce, Costa Rica. *Geo-Marine Letters* 20:142-148.
- Jesse, S. 1996. Demersal crustacean assemblages along the Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariate assessment based on the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Revista de Biología Tropical* 44: 115-134.
- Kristensen, E & T. H. Blackburn. 1987. The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems: Influence of bioturbation and anoxia. *Journal of Marine Research* 45:231-257.
- León-Morales, R. & J. A. Vargas. 1998. Macroinfauna of a tropical fjord-like embayment: Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 46:81-90.

- Mermillod-Blondin, F., R. Rosenberg, F. François-Carcaillet, K. Norling & L. Mauclair. 2004. Influence of bioturbation by three benthic infaunal species on microbial communities and biogeochemical processes in marine sediment. *Aquatic Microbial Ecology* 36:271–284.
- Morales-Ramírez, A. & 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.
- Nichols-Driscoll, J. 1976. Benthic invertebrate communities in Golfo Dulce, Costa Rica, an anoxic basin. *Revista de Biología Tropical* 24: 281-297.
- Polanía, J. 1993. Mangroves of Costa Rica, p. 129-138. *In*: L.D. Lacerda, ed. Conservation and Sustainable Utilization of Mangrove Forests in Latin America and Africa Regions. International Society for Mangrove Ecosystems, Japan.
- Quesada, M. A. & J. Cortés. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado del conocimiento y perspectivas de manejo. *Revista de Biología Tropical* 54: 101-145.
- Umaña. G. 1998. Characterization of some Golfo Dulce drainage basin rivers (Costa Rica). *Revista de Biología Tropical* 46:125-135.
- Zamora-Trejos, P. & J. Cortés. 2009. Los manglares de Costa Rica: el Pacífico norte. *Revista de Biología Tropical* 57:473-488.

Cuadros y figuras

Cuadro 1: Grupos taxonómicos, abundancia (n), riqueza de grupos (S), diversidad (H), y equitatividad (J) para los tres sitios marinos en Golfo Dulce, Costa Rica.

Grupo taxonómico	Arrecife	Pastos marinos	Manglar
Amphipoda (Crustacea)	3	13	4
Tanaidacea (Crustacea)	19	8	-
Decapoda (Crustaceae)	9	5	1
Cumacea (Crustaceae)	2	3	-
Ostracoda (Crustaceae)	1	-	-
Stomatopoda (Crustaceae)	1	-	-
Polychaeta (Annelida)	33	20	47
Bivalvia (Mollusca)	8	3	5
Gastropoda (Mollusca)	13	10	3
Polyplacophora (Mollusca)	10	1	-
Nematoda	-	1	-
Echinoidea (Equinodermata)	-	1	-
Holothuroidea (Equinodermata)	-	3	-
Ophiuroidea (Equinodermata)	2	3	2
Nemertea	-	-	1
Sipunculida (Sipuncula)	-	-	3
Ectoprocta	-	1	-
Platyhelminthes	-	-	1
n	101	72	67
S	11	13	9
H	0.84	0.92	0.51
J	0.24	0.25	0.16

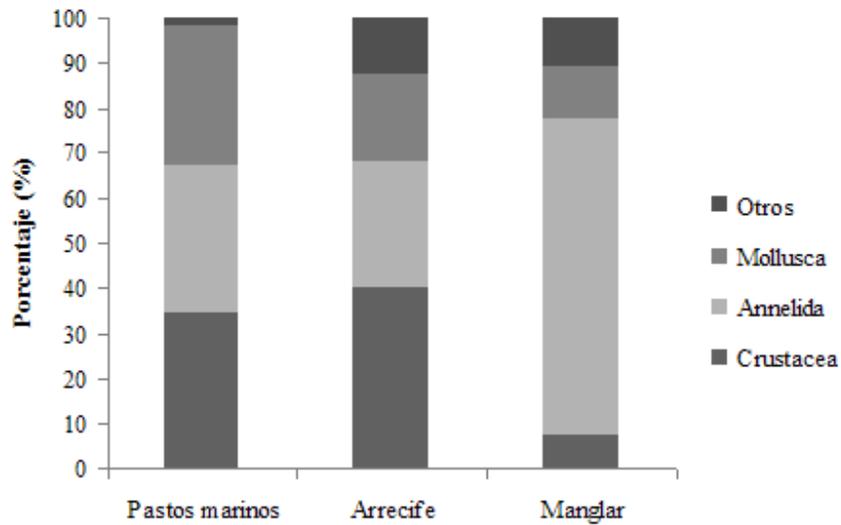


Fig. 1: Abundancia de organismos, agrupados por Filo, en los tres sistemas marinos en Golfo Dulce, Costa Rica.

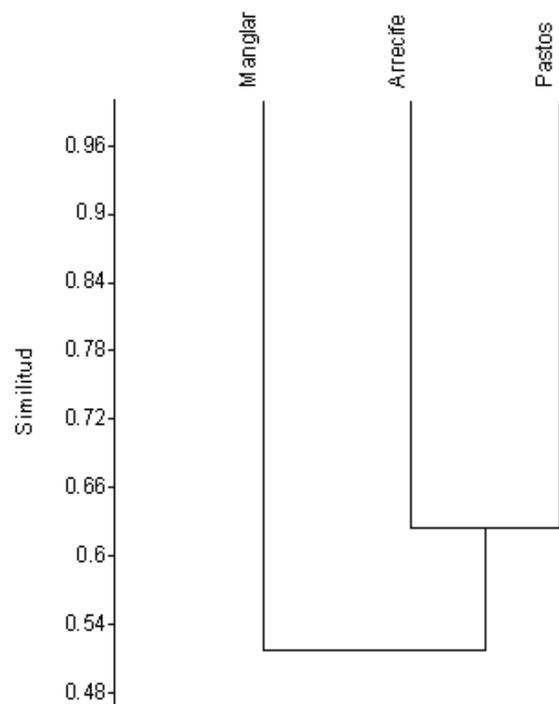


Fig. 2: Análisis de conglomerados (análisis Cluster) utilizando la distancia Bray-Curtis, para mostrar la similitud entre los tres sistemas marinos en Golfo Dulce, Costa Rica.

Función del dimorfismo floral en *Calliandra surinamensis* Benth. (Fabaceae: Mimosoideae).

J. Antonio Guzmán Q.

Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica; antguz06@gmail.com

Coordinadores: Alfredo Cascante & Erich Fuchs

Resumen: El polimorfismo floral que pueden presentar las especies se basan en rasgos funcionales que les permite su reproducción y por ende la perpetuación de las especies. Se analizó el dimorfismo floral central y periférico de *Calliandra suramensis* por medio de la descripción de las estructuras flores y se analizó la cantidad de poliadas que pueden presentar los morfotipos en las anteras y en los estigmas teniendo presente su hora de exposición al medio, ambos morfotipos se diferenciaban visualmente por el amplio tubo estaminal que podía presentar el morfotipo central. Se encontró que el morfotipo central presenta estructuras florales más amplias que el morfotipo periférico lo que sugiere que la funcionalidad del primero se orienta a la atracción de polinizadores. Se evidenció mayor cantidad de poliadas en las anteras durante la exposición nocturna, mientras que en el estigma se evidenció mayor cantidad en la exposición diurna, esto sugiere que la dispersión y la polinización ocurren en horas de la mañana. No se encontró diferencias en la longitud del ovario, el diámetro del estigma y en el número de estambres entre ambos morfotipos, sin embargo se evidenció una mayor abundancia del morfotipo periférico dentro de la inflorescencia y una mayor cantidad de poliadas dentro del mismo, por lo que la función del morfotipo periférico puede recaer en la reproducción de la especie partiendo del hecho de que son más abundantes y son mayormente polinizadas.

Palabras clave: Estructura floral, heteromorfismo floral, poliadas, polinización.

La heteroestilia es un polimorfismo floral genéticamente controlado en el cual poblaciones de plantas están compuestas por morfotipos florales que difieren recíprocamente en la posición del estigma y de las anteras (Barrett 1990, 1992, 2002, Hernández 2006). Esta condición floral se puede encontrar tanto en especies dioicas como monoicas (Barrett 2002).

Según Hernández (2006) se han planteado tres diferentes hipótesis para el entendimiento funcional de la heteroestilia floral. La primera hipótesis se basa en que la posición reciproca de los órganos promueve el entrecruzamiento de polen entre morfotipos (Darwin 1877). La segunda hipótesis resalta que la posición de órganos se relaciona con un problema de interferencia mutua (Barrett 1990, 2002). Finalmente la tercera hipótesis se basa en que la división del esfuerzo reproductivo en plantas monoicas permitiría optimizar la selección sexual y la óptima asignación de recursos (Casper & Charnov 1982).

En el caso particular de la sub-familia Mimosoidae (Fabaceae: Mimosoideae) se ha encontrado que el grupo presenta flores hermafroditas dispuestas en inflorescencias dentro de las cuales se observan flores de dos tipos que resaltan su morfología (Tuker 1988a, b, Grime 1999, Prenner 2004). La funcionalidad morfológica dentro del grupo se ha descrito en la especialización de diversos morfotipos en la atracción de polinizadores y en la producción de frutos (Prenner 2004).

Dado lo anterior, el objetivo de este trabajo se basa en estudiar las características funcionales de las inflorescencias de *Calliandra surinamensis*, específicamente se pretende

desarrollar: 1) La caracterización morfológica del dimorfismo floral, 2) evaluar la función masculina y femenina de los morfotipos basado en la remoción y deposición de políadas de las anteras y estigmas respectivamente, y 3) caracterizar la visitación de los polinizadores potenciales a los diferentes morfotipos florales.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio.—El estudio se realizó entre el 19 y 21 de enero del 2012 dentro del Centro de Estudios y Empoderamiento Comunal Dr. Alvaro Wille Trejos (CEEC – AWT) (8° 42' 1.60'' N, 83° 30' 50.40'' W), el cual se encuentra ubicado en la comunidad de Agua Buena en la península de Osa, Costa Rica. Según estimaciones de Hernández (2005) el sitio cuenta con una precipitación media anual de 4247 mm y temperaturas promedio anuales de 26°C. Por sus características climáticas y su altitud de 70 m., la región se clasifica dentro del sistema de zonas de vida de Holdridge (1982) como Bosque Tropical Basal Muy Húmedo.

Especie de estudio.—Se trabajó con individuos de *Calliandra surinamensis* Benth. En general el género *Calliandra* presenta aproximadamente 132 especies (Macqueen & Hernández 1997, Barneby 1998) restringidas en la región tropical y subtropical (Macqueen & Hernández 1997). En Costa Rica el género se encuentra representado por 14 especies entre nativas y exóticas (Sánchez-Vindas *et al.* 2005). Dentro de estas últimas se encuentra *C. surinamensis*, una especie nativa de Surinam que presenta flores dimórficas que abren en horas crepusculares y que actualmente se le desconoce las características de la biología reproductiva de sus morfotipos florales. Al dimorfismo floral de la especie se le categorizó como morfotipos central y periférico (Fig. 1), estos morfotipos fueron posibles de identificar dado que las flores centrales presentaban un tubo estaminal de mayor tamaño que las flores periféricas.

Diseño experimental.—Se escogieron siete árboles de *C. surinamensis* los cuales se encontraban expuestos a pleno sol y dispersos en las áreas verdes del CEEC – AWT dentro de una región homogénea. De cada árbol se escogieron tres inflorescencias las cuales estaban sometidas previamente a dos tratamientos de exposición: nocturna y diurna (ver metodología adelante). En total se recolectaron 55 inflorescencias independientemente del tratamiento de exposición.

Posteriormente de cada inflorescencia recolectada se cuantificó la cantidad de morfotipos florales presentes, además que se les extrajeron de 1-3 flores por morfotipo para caracterizar el largo y el ancho del cáliz, la corola y el tubo estaminal (Fig. 1). A cada flor extraída se les cuantificó a su vez el número de estambres que presentaban, el largo del ovario y el diámetro del estigma. Esta caracterización se basó de 294 morfotipos recolectados independientemente del árbol de procedencia.

Función reproductiva del heteromorfismo.—Para evidenciar el efecto de la funcionalidad del morfotipo floral como donadores o receptores de polen, a cada flor extraída se le cuantificó el número de políadas presentes sobre una antera escogida al azar y sobre el estigma. Adicionalmente se evaluó el efecto de los posibles polinizadores nocturnos y diurnos sobre las inflorescencias para lo cual se realizaron tratamientos de exposición nocturna y diurna. El tratamiento de exposición nocturna consistió en la selección de la inflorescencia la noche antes de su recolecta, para que después de un periodo de exposición al medio en el transcurso de la noche fuese recolectada a las 6:30. El tratamiento de exposición diurna

consistió en la identificación de la inflorescencia en horas de la noche y su aislamiento del medio con una bolsa, para que en horas de la mañana (6:30 aproximadamente) fuesen nuevamente expuestas al medio durante 7 hr aproximadamente antes de su recolecta.

Atracción de polinizadores.—Con el fin de identificar el tipo de polinizador potencial que visita la inflorescencia se realizaron filmaciones de 6-7 hr con cámaras digitales para las inflorescencias expuestas en la noche y en el día. A cada filmación agrupaba 3 inflorescencias a las que se les cuantificó el número de polinizadores potenciales que las visitaban terminadas las filmaciones. Así mismo, se anotó el morfotipo floral que fue visitado.

Análisis de datos.—Dado que los árboles se encontraban dispersos de un área homogénea y aparentemente presentaban edades similares se omitió el efecto que podría presentar estos factores sobre las observaciones realizadas y sobre los análisis estadísticos. Las diferencias morfométricas entre morfotipos en sus estructuras florales (cáliz, corola y tubo estaminal) se analizaron por medio de una prueba *t-student* para las variables de longitud y ancho del cáliz, corola y del tubo estaminal así como al largo del ovario y el diámetro del estigma. La variación de las estructuras florales se resumió por medio de un análisis de componentes principales proveniente de una matriz de covarianza para determinar que estructura es la que tiene mayor peso en la variación de los morfotipos. Así mismo de cada componente se extrajo los valores predichos para después compararlos por medio de una prueba de *t-student*. Se realizó un modelo lineal generalizado proveniente de una distribución de poisson y una función de enlace logarítmica para determinar el efecto del morfotipo floral sobre el número de estambres contabilizados. De igual manera se realizaron modelos lineales generalizados para determinar el efecto del morfotipo floral, el tratamiento de exposición y su interacción sobre el número de polinadas presentes en la antera y en la superficie del estigma. En caso de no especificar siempre que se presenta un promedio el más menos representa desviación estándar como medida de variación. Todo lo anterior se realizó en *JMP 7* (SAS Inc. EEUU) siguiendo los lineamientos descritos según Quinn & Keough (2002).

Resultados

En general, se encontró que por cada inflorescencia existe en promedio 24.20 ± 3.98 flores de morfotipo periférica y 2.46 ± 1.11 flores de morfotipo central. Las comparaciones de las mediciones morfométricas a 98 flores centrales y 111 periféricas reflejaron que las centrales presentan mayores largos y anchos dentro de la estructura floral que las flores periféricas (Cuadro 1). Dentro la estructura floral la mayor diferencia se encontró en el largo y ancho del tubo estaminal, en flores centrales el tubo estaminal es respectivamente 2.94 y 2.81 veces más largas y anchas que en flores periféricas. En relación con el diámetro del estigma y la longitud del ovario se encontró que entre ambos morfotipos florales no se presentan diferencias (Cuadro 1). Ambos morfotipos florales no difirieron en el número de estambres ($\chi^2 = 5.08$; $gl=291$; $p=0.109$), en promedio una flor de central presentaba 11.70 ± 2.01 estambres por flor mientras que una flor periférica 11.06 ± 1.90 .

El análisis de componentes principales para las mediciones morfométricas de las estructuras florales (Fig. 2) mostró que entre los dos componentes se explica aproximadamente 71% de la variación de los datos. Dentro del primer componente la

variable que presentó mayor peso fue el ancho del cáliz y largo del tubo estaminal (Cuadro 2), mientras que en el primer componente la variable que presentó mayor peso fue el largo del cáliz. El análisis de comparación de medias para los valores extraídos de ambos componentes según su morfotipo floral, reveló que existen diferencias dentro de los valores del primer componente ($t= 21.24$; $gl= 186$; $p<0.001$), pero no existen dentro de los valores del segundo componente ($t= 0.13$, $gl=186$; $p=0.887$).

El número de poliadas observadas en la anteras según su hora de exposición (Cuadro 3) reflejó que independientemente del morfotipo floral existe mayor cantidad de poliadas en las anteras que fueron expuestas en el tratamiento nocturno (2.13 poliada/antera), que las que fueron expuestas solamente el tratamiento diurno (1.73 poliada/antera). Según el modelo lineal generalizado (Cuadro 4), este efecto observado dentro de las anteras es dependiente de la hora de exposición y no del morfotipo floral. En relación con el número de poliadas observadas en la superficie del estigma (Cuadro 4) se encontró que existe mayor cantidad en las expuestas en el día (2.41 poliada/estigma) que las expuestas en la noche (1.37 poliada/estigma) independientemente del morfotipo floral, según el modelo lineal generalizado este efecto es dependiente de la hora de exposición y del morfotipo floral.

En relación con el tipo de polinizador según las filmaciones realizadas se encontró que todas las visitas registradas correspondían a filmaciones diurnas. El total de visitas fue 56, las cuales 40 correspondían a abejas, 14 a colibríes y 2 a mariposas. Todas las visitas de colibríes eran a las flores de morfotipo central, mientras que las visitas de las abejas y mariposas eran en ambos morfotipos.

Discusión

Es claro que los morfotipos descritos son diferentes entre sí, tanto en su abundancia dentro de la inflorescencia como en la longitud de sus estructuras. Estos resultados coinciden con los descritos para *C. angustifolia* (Prenner 2004), donde las flores centrales presentan tubo estaminal más amplio que las flores periféricas. Según lo descrito por Prenner (2004), las flores centrales son las únicas que producen néctar, por lo que es probable que la función de tener estructuras florales más amplias en morfotipo central recaiga en posibilidad de contener más néctar para sus polinizadores.

El no encontrar diferencias o dependencias en el número de estambres, en longitud de ovario, en el diámetro del estigma y en el número de poliadas por antera hace pensar que no existe especialización por parte de un morfotipo en la reproducción. Aunque no se midió el éxito reproductivo según la producción de frutos, es usual que la presencia de estructuras flores diferentes caractericen la especialización reproductiva en un morfotipo floral en particular (Bell 1985, Plitmann 1995), mediante una mayor creación de polen o bien en una mayor producción de frutos (Darwin 1877, Yeo 1975).

La dependencia en un mayor número de poliadas en las anteras cuando los morfotipos estuvieron expuestos durante la noche hace pensar que efectivamente la dispersión de polen al medio ocurre durante las mañanas, cuando probablemente se ha desarrollado por completo la inflorescencia, y cuando hay mayor cantidad de polinizadores, específicamente abejas y colibríes.

En relación con el número de poliadas en la superficie del estigma, es claro que existe una dependencia según la hora de exposición, el morfotipo floral y su interacción.

La mayor cantidad de políadas en la exposición diurna puede ser producto de una mayor cantidad de polinizadores que intervienen en la deposición de polen en el estigma, como ha observado en estudios con otras especies (Hodges 1995, Utelli & Roy 2000). La mayor cantidad de políadas observadas en el morfotipo periférico puede responder a la probabilidad de polinización por la abundancia de estos morfotipos en la inflorescencia, esto se basa en que si existe una visita por parte de un polinizador es más probable que el morfotipo más abundante sea el polinizado. Lo anterior tendría una implicación funcional indirecta, ya que la probabilidad de un morfotipo de ser polinizado recaería en el éxito reproductivo, es por esto que el morfotipo periférico puede cumplir potencialmente una función reproductiva.

Con todo lo anterior se concluye que el morfotipo central cumple una función de atracción para el polinizador mientras que el morfotipo periférico puede cumplir potencialmente una función reproductiva partiendo del hecho de que este último más abundante y son mayormente polinizados que el morfotipo central. A futuro se recomienda realizar estudios sobre el efecto de atracción-recompensa teniendo presente la producción de néctar de ambos morfotipos, además de visualizar el éxito reproductivo de ambos morfotipos.

Agradecimientos

Agradezco a todos los compañeros del curso que trabajaron y recolectaron datos para el proyecto, en especial a Arlet, Karla, Darha y Diego que ayudaron en la presentación de los resultados. A los coordinadores del curso Federico Bolaños, Eduardo Chacón y Jorge Lobo por permitirme participar en el curso. A Alfredo Cascante, por su valiosa guía y comentarios para el manuscrito, así como al CEEC – AWT por todas las comodidades ofrecidas para realizar este trabajo.

Bibliografía

- Barneby, R. C. 1998. Silk tree, guanacaste, monkey's earring. A generic system for the synandrous Mimosaceae of the Americas. Part III. *Calliandra*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 74:1–223.
- Barrett, S. C. H. 1990. The evolution and adaptative significance of heterostyly. *Tree* 5:144–148.
- Barrett, S. C. H. 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: Model system for evolutionary analysis. pp. 1–29. *In*. S. C. H. Barrett (*ed.*). *Evolution and Function of Heterostyly*. Springer-Verlag, Berlin. Alemania.
- Barrett, S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Review Genetics*. 3:274–284.
- Bell, G. 1985. On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London* 224:223–265.
- Casper, B. B. & E. L. Charnov. 1982. Sex allocation in heterostylous plants. *Journal of Theoretical Biology* 96:143–149.
- Darwin, C. 1877. *The Different Forms of Flowers on Plant of the Same Species*. John Murray, Londres, Reino Unido.

- Grimes, J. 1999. Inflorescence morphology, heterochrony, and phylogeny in the mimosoid tribes Ingeae and Acaieae (Leguminosae: Mimosoideae). *Botanical Review* 65:317–347.
- Hernández, A. 2006. Asimetrías entre morfos florales en *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología. A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Hernández, G. R. 2005. Mapa Climatológico de Costa Rica. Escuela de Ciencias Geográficas, Universidad Nacional de Costa Rica. Disponible en [<http://www.una.ac.cr/geocrad/mapas/index.html>]. Accedido el 23 de febrero de 2012.
- Hodges, S. A. 1995. The influence of nectar production on Hawkmoth behavior, self pollination, and seed production in *Mirabilis multiflora* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany* 82:197–204.
- Holdridge, L. R. 2000. Ecología basada en zonas de vida. Quinta edición. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José, Costa Rica.
- Macqueen, D. J. & H. M. Hernández. 1997. A revision of *Calliandra* series Racemosae (Leguminosae: Mimosoideae). *Kew Bulletin* 52:1–50.
- Prenner, G. 2004. Floral ontogeny in *Calliandra angustifolia* (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) and its systematic implications. *International Journal of Plant Sciences* 165:417–426.
- Plitmann, U. 1995. Distribution of dimorphic flowers as related to other elements of the reproductive strategy. *Plant Species Biology* 10:53–60.
- Quinn, G. & M. Keough. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, New York, EEUU.
- Sánchez-Vindas, P., L. J. Poveda A., J. T. Arnason. 2005. *Guía Dentrológica Costarricense*. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Tucker, S. C. 1988a. Heteromorphic floral development in *Neptunia pubescens*, a mimosoid legume. *American Journal of Botany* 75:205–224.
- Tucker, S. C. 1988b. Floral ontogeny in legume genera *Petalostylis*, *Labichea*, and *Dialium* (Cesalpinoideae: Cassieae), a series in floral reduction. *American Journal of Botany* 85:184–208.
- Utelli, A. B & B. A. Roy. 2000. Pollinator abundance and behavior on *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae): an analysis of the quantity and quality components of pollination. *Oikos* 89:461–470.
- Yeo, P. F. 1975. Some aspects of heterostyly. *New Phytology* 75:147–153.

Cuadros y Figuras

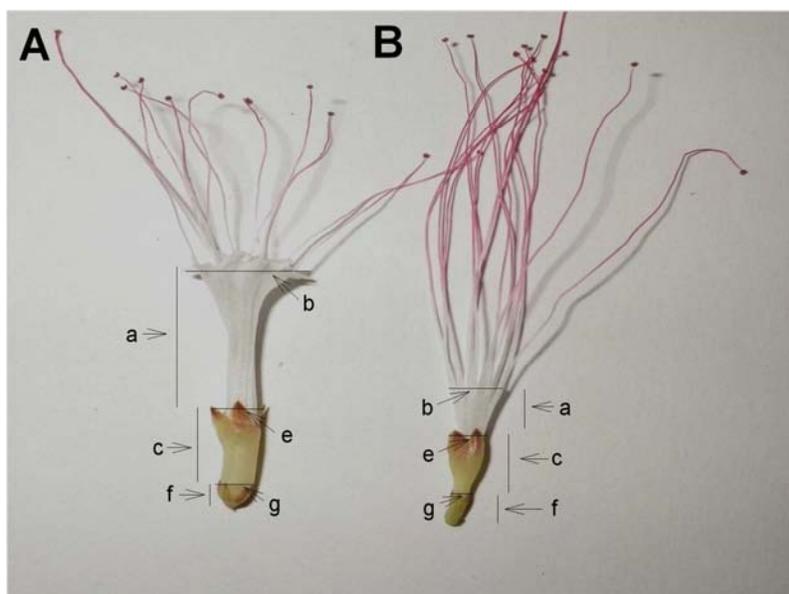


Fig. 1: Representación gráfica de los morfotipos florales y las mediciones de las estructuras florales. Morfotipos: A: central y B: periférico. Mediciones estructurales: largo (a) y ancho (b) del tubo estaminal, largo (c) y ancho (e) de la corola, y largo (f) y ancho (g) del cáliz.

Cuadro 1. Promedios y desviaciones estándar de las mediciones morfológicas de partes florales de los morfotipos presentes en *Calliandra surinamensis* (Fabaceae: Mimosoideae).

Estructura	Medida (mm)	Morfotipo floral		<i>t</i>	<i>gl</i>	<i>p</i>
		Central	Periférica			
Cáliz	Largo	3.06±0.66	2.79±0.64	3.07	207	0.002
	Ancho	2.09±0.41	1.27±0.29	16.76	207	<0.001
Corola	Largo	7.16±1.22	5.54±0.95	11.13	207	<0.001
	Ancho	2.65±0.79	2.30±0.61	3.65	207	<0.001
Tubo estaminal	Largo	20.80±4.50	7.07±2.35	30.21	186	<0.001
	Ancho	7.61±3.23	2.71±0.83	14.73	186	<0.001
Ovario	Largo	2.73±0.11	2.80±0.09	-0.52	126	0.603
Estigma	Diámetro	0.54±0.02	0.09±0.01	0.81	118	0.412

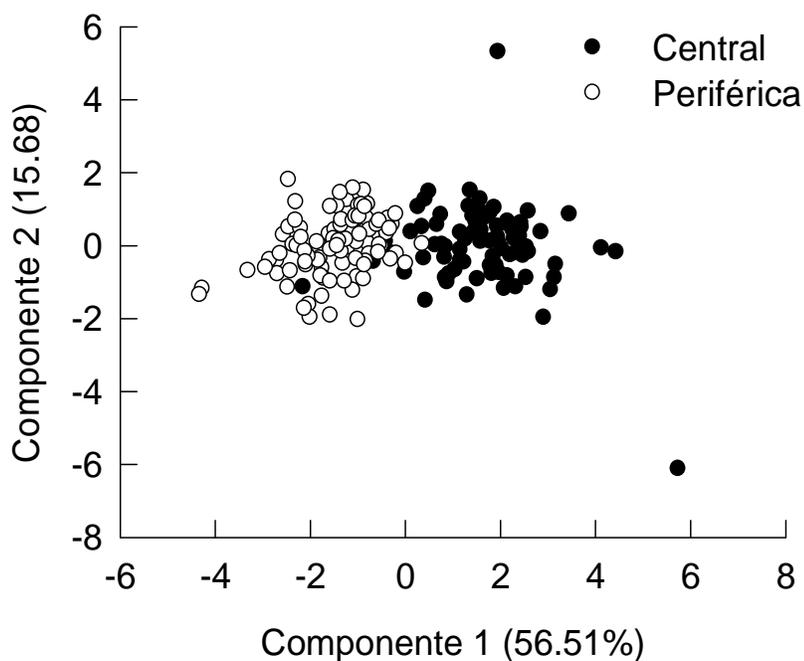


Fig. 2: Análisis de componentes principales de las mediciones de largo y ancho para el cáliz, corola y tubo estaminal según el morfotipo floral en *Calliandra surinamensis* (Fabaceae: Mimosoideae). El porcentaje representa la variación explicada por cada componente.

Cuadro 2. Eigenvector de los dos primeros componentes del análisis de componentes principales (Fig. 2) para las mediciones del largo y ancho del cáliz, corola y el tubo estaminal.

Estructura	Medida	Eigenvector	
		Componente 1	Componente 2
Cáliz	Largo	0.20	0.89
	Ancho	0.47	0.05
Corola	Largo	0.44	-0.07
	Ancho	0.32	-0.42
Tubo estaminal	Largo	0.47	0.04
	Ancho	0.45	-0.14

Cuadro 3. Promedio y error estándar del número de políadas observadas en la antera y en la superficie del estigma según el tratamiento de exposición.

Tratamiento de exposición	Morfotipo floral	Estructura floral			
		Antera		Estigma	
		<i>n</i>	Promedio ($\pm EE$)	<i>n</i>	Promedio ($\pm EE$)
Nocturno	Central	124	2.16 \pm 0.23	72	0.79 \pm 0.18
Nocturno	Periférico	153	2.11 \pm 0.20	105	1.78 \pm 0.26
Diurno	Central	49	1.55 \pm 0.24	20	2 \pm 0.69
Diurno	Periférico	66	1.86 \pm 0.22	59	2.55 \pm 0.32
General		392	2.01 \pm 0.11	256	1.70 \pm 0.15

Cuadro 4. Valores del modelo lineal generalizado de las observación de políadas en la antera y en el estigma según los modelos expuestos a prueba.

Modelo	Estructura floral					
	Antera ⁽³⁹²⁾			Estigma ⁽²⁵⁶⁾		
	x^2	<i>gl</i>	<i>P</i>	x^2	<i>gl</i>	<i>P</i>
Exposición	7.82	1	0.005	28.17	1	<0.001
Morfotipo floral	0.95	1	0.328	22.54	1	<0.001
Exposición*Morfotipo floral	1.49	1	0.225	5.69	1	0.012
Todo el modelo	8.53	3	0.034	67.22	3	<0.001

Tasa de visitación de abejas a flores de la lengua de vaca *Conostegia subcrustulata* (Melastomataceae) según condición lumínica y función de la coloración de los frutos inmaduros

Raquel Bone

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; raquelbone@gmail.com

Coordinador: Eduardo Chacón

Resumen: Un organismo puede sacrificar o alternar aspectos como crecimiento y reproducción para conseguir la supervivencia. En el caso de la melastomatácea *Conostegia subcrustulata*, se investigó si esta se ha adaptado para sacrificar polinizadores en condiciones lumínicas intensas por los beneficios del crecimiento bajo el sol. Además, se planteó si la atracción de los polinizadores por medio de la coloración de frutos inmaduros es exitosa. Se observaron abejas visitando las flores y se identificaron aves como posibles dispersoras de semillas. Se contaron las visitas de abejas que llegaban a plantas de *C. subcrustulata* que se encontraran al sol y a la sombra en un área alterada. También se realizó en el mismo sitio un experimento contando visitas de abejas en inflorescencias con frutos y sin frutos. Se obtuvo que contrario a lo esperado, son más visitadas las plantas al sol, es decir, las abejas soportan altas temperaturas pues en sol las flores y frutos son más abundantes, mientras que la planta se beneficia por crecer bajo el sol, produce más recursos y atrae más polinizadores. Se comprobó que las inflorescencias con frutos inmaduros fueron más visitadas, por lo que se concluye que la inversión en coloración de frutos inmaduros puede ser provechosa para esta planta pues atrae más polinizadores.

Palabras clave: biología reproductiva, plantas pioneras, costo beneficio, condiciones hábitat, atracción polinizadores.

La heterogeneidad en los factores físico-ambientales que estructuran un hábitat influye directamente en cómo los individuos, poblaciones y todo el conjunto responden al ambiente (Irlandi & Crawford 1997). Dependiendo de si las condiciones ambientales que rodean al organismo son desfavorables, este puede invertir, sacrificar o alternar aspectos como crecimiento y reproducción para conseguir la supervivencia (Descamps *et al.* 2009). En la vida de las plantas, la luz y el agua son los recursos más limitantes por ser esenciales en la adquisición de carbón y nutrientes minerales. Las especies vegetales usualmente difieren en sus adaptaciones para la adquisición y utilización de estos recursos (Baruch *et al.* 2000).

En el caso de las plantas de la familia Melastomataceae, se ha determinado que cuenta tanto con especies adaptadas a la sombra y otras pioneras de áreas muy perturbadas, las cuales se han adecuado para soportar condiciones lumínicas intensas en sitios abiertos (Godoi & Takaki 2007). Cabe resaltar que estas especializaciones para un hábitat específico pueden afectar otros aspectos en la vida de la planta tal como la biología reproductiva (Oostermeijer *et al.* 1998). Por ejemplo, para unas de las polinizadoras más comunes de las Melastomataceae, las abejas (Gross & Mackay 1998), condiciones excesivas de sol pueden ser nocivas ya que las rápidas vibraciones que hacen para agitar y sacar los granos de polen de los poros de las anteras producen altas temperaturas en los músculos de vuelo, lo cual sumado a una alta radiación solar puede colapsar su metabolismo. Por esta razón, la recolección de polen es particularmente apropiada en las condiciones relativamente frescas de las primeras horas de la mañana (Renner 1989).

Otro factor fundamental para el éxito reproductivo de una planta aparte de la influencia del hábitat, es su capacidad para atraer polinizadores (Klein *et al.* 2003). En la mayoría de las melastomatáceas, el olor del polen y las flores es determinante, sin embargo, pueden tener atrayentes secundarios como colores y morfología de las flores y otras partes de la planta (Renner 1989). Dentro de estas variaciones, inclusive pueden hallarse frutos inmaduros con colores llamativos a diferencia de la mayoría de las plantas que poseen sus frutos inmaduros verdes (Whiffin & Tomb 1972).

En este trabajo se toma como objeto de estudio a una melastomatácea poco investigada, *Conostegia subcrustulata*, y se pretende establecer cuáles son sus polinizadores y posibles dispersores más comunes, además se determinará si existe un costo de sacrificar la visita de polinizadores (reproducción) por los beneficios de crecer bajo el sol. Se espera encontrar que el número de visitas y polinizadores sea mayor en plantas de *C. subcrustulata* que se encuentren a la sombra por el ambiente más fresco.

Por otra parte, los frutos inmaduros de *C. subcrustulata* son de color rosado. Se plantea que esta podría ser una adaptación para atraer polinizadores hacia la inflorescencia en donde muchas flores permanecen abiertas y otras aún sin abrir. Se espera que exista un mayor número de visitas y polinizadores en plantas con frutos que en plantas que no los posean.

Materiales y Métodos

La investigación se realizó del 19 al 21 de enero del 2012 en una finca ganadera en regeneración desde el año 2000, propiedad del Ministerio de Ambiente, Energía y Telecomunicaciones (MINAET), ubicado a 500m del Centro de Estudios y Empoderamiento Comunal Álvaro Wille Trejos de la Fundación Neotropica en Agua Buena de Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica (08°70'15''N, 83°51'53''W, 95 msnm). El sitio cuenta con una temperatura promedio anual de 28°C y una precipitación promedio anual entre los 3500-5500mm (Beita-Sandí & Barahona-Palomo 2010).

Conostegia subcrustulata es conocida comúnmente como lengua de vaca, se caracteriza por ser un arbusto que alcanza los tres metros de alto que se distribuye naturalmente de Nicaragua hasta Colombia. En Costa Rica se encuentra tanto del lado Caribe como en el Pacífico, en alturas de los 0-1200m, pero principalmente a 500m. Se ubica en regiones estacionalmente secas o húmedas, generalmente en áreas abiertas, a los lados de carreteras o pastizales. Presenta durante todo el año inflorescencias de 10-20 cm de largo con flores rosadas de 1cm de ancho y frutos maduros morados (Gargiullo *et al.* 2008). La inflorescencia va madurando poco a poco y puede tener todos los estados de desarrollo.

Durante los primeros dos días de muestreo se escogieron once individuos de *C. subcrustulata*, seis expuestos al sol y cinco a la sombra. Se registró e identificó cuales eran los polinizadores y dispersores que llegaban a esta melastomatácea. Algunos de los polinizadores observados fueron capturados para su posterior identificación en laboratorio. Las observaciones en el campo se realizaron en el periodo de tiempo de las 7:20 hasta las 11:50 de la mañana. Se registraba la temperatura (°C) con termómetros analógicos tanto en sol como en sombra cada 30 minutos.

En cada planta se contabilizaron en cinco inflorescencias el número de visitas de las polinizadoras (abejas) a cada inflorescencia y el número de flores que visitaban por

periodos de cinco minutos hasta complementar un ciclo de 30 minutos, incluyendo cinco minutos de descanso para el observador antes de iniciar otro ciclo de observación. Al finalizar las observaciones se contaron las flores, frutos maduros e inmaduros y botones de cada inflorescencia observada, la suma de todas estas estructuras sirvieron como un indicador del tamaño de la inflorescencia. Además se contó el número de inflorescencias por planta.

Para probar si los frutos atraen a los polinizadores se seleccionaron cinco individuos de *C. subcrustulata* y en cada uno se seleccionaron dos o tres pares de inflorescencias que se encontraran a la misma altura y condiciones, y de tamaños similares. A una de las inflorescencias se le quitó todos los frutos y la otra se mantuvo como control con todos los frutos. Además a la inflorescencia con más flores abiertas se le quitaron flores hasta que ambas quedaran con igual cantidad de flores. Se contabilizaron por periodos de 10 minutos las visitas de abejas a las inflorescencias y el número de flores visitadas en cada inflorescencia del par.

Se utilizó una prueba t-pareada para comparar la temperatura según la condición de sol o sombra a lo largo de la mañana. Se utilizaron dos análisis de covariancia, uno para comprobar si existía una diferencia en la cantidad de visitas de abejas /ronda (cinco minutos)/inflorescencias según la condición lumínica, el tamaño y el número de inflorescencia de la planta de cada inflorescencia y otro para ver si existía diferencia en el número de flores visitadas/ronda (cinco minutos)/inflorescencias según la condición lumínica, el tamaño y el número de inflorescencia de la planta de cada inflorescencia.

Se utilizó una prueba de Kolmogorov-Smirnov para ver si variaba la proporción de visitas por inflorescencia a lo largo del periodo de tiempo del estudio según se encontraran las plantas en luz o sombra. Por último, se utilizaron pruebas t-pareadas para observar si hubo diferencias del número de visitas de abejas a las inflorescencias y a las flores de cada inflorescencia según si tuvieran o no frutos inmaduros. Se utilizó el programa JMP® 7.0 (SAS 2007) para hacer las pruebas.

Resultados

Se encontró que las principales polinizadoras de *C. subcrustulata* son las abejas vibradoras *Melipona* sp., Exomalopsini, Antophorinae y Euglossinidae, además hubieron visitas de las no vibradoras *Trigona fulviventris* y *Trigona* sp. Se observaron e identificaron como posibles dispersores de *C. subcrustulata* las aves *Thraupis episcopus*, *Thraupis palmarum*, *Ramphocelus passerinii*, *Myiozetetes granadensis* y *Turdus grayi*. Se comprobó que la temperatura (°C) suele ser mayor en las áreas soleadas que en las que reciben sombra ($t_{\text{pareada}}=9.820$; g.l=14; $p<0.001$) y que va aumentando en ambos sitios a conforme transcurre la mañana (Fig.1).

Se observó que si sólo se toma en cuenta la condición lumínica, esta si ejerce un efecto sobre la cantidad de visitas de abejas/inflorescencia ($F_{1/52}=21.49$; $p<0.001$) y la cantidad de flores visitadas/inflorescencia por ronda de cinco minutos ($F_{1/52}=19.97$; $p<0.001$), no obstante, se obtuvo un mayor número de visitas (Fig.2A) y flores visitadas (Fig.2B) en sol que en sombra. Por ese resultado, se efectuaron dos modelos (Cuadro 1) con todas las variables explicatorias que se midieron para comprobar si otros factores eran más importantes que la condición lumínica en cuanto a la cantidad de visitas recibidas.

Se determinó que es el tamaño de la inflorescencia lo que está influenciando el número de visitas de abejas/inflorescencia ($r^2=0.61$; $F_{3/52}=25.87$; $p<0.001$) y flores visitadas/inflorescencia ($r^2=0.62$; $F_{3/52}=26.52$; $p<0.001$) por ronda de cinco minutos. Se obtuvo que a conforme aumenta el tamaño de la inflorescencia se acrecienta el número de visitas de abejas/inflorescencia ($r^2=0.59$; $F_{1/52}=74.25$; $p<0.001$; Fig.3) y de flores visitadas/inflorescencia ($r^2=0.61$; $F_{1/52}=78.78$; $p<0.001$; Fig.4) por ronda. Además, que el tamaño de la inflorescencia está relacionado con la condición lumínica ($F_{1/52}=25.71$; $p<0.001$), siendo de mayor tamaño las inflorescencias que se ubicaban al sol (Fig.5), lo cual explica el primer resultado obtenido.

Se obtuvo que la proporción de visitas a inflorescencias que se encontraban al sol tiende a ser mayor en horas tempranas de la mañana mientras que en sombra el número de visitas aumentó en las horas intermedias de la mañana (K-S: $D_{\text{máx}}=0.25$; $n_1=336$; $n_2=88$; $p<0.05$; Fig.6). Por último, se encontró un efecto de la remoción de los frutos inmaduros sobre el número de visitas de abejas a inflorescencias, observándose la tendencia de más visitas a las inflorescencias con frutos ($t_{\text{pareada}}=2.58$; $g.l=84$; $p<0.05$; Fig.7A). No así en el caso del número de flores visitadas por inflorescencia, pues esta variable no se vio afectada por la ausencia de los frutos ($t_{\text{pareada}}=0.86$; $g.l=84$; $p=0.389$; Fig.7B).

Discusión

Al igual que muchas melastomatáceas, *C. subcrustulata* es polinizada por abejas vibradoras como *Melipona* sp. adaptadas a la morfología de los poros tubulares de las anteras que deben agitarse para acceder al polen (Wilms & Wiechers 1997), mientras que la observación de abejas no vibradoras se debe a que posiblemente aprovechan el polen que queda esparcido fuera de las anteras (Hargreaves *et al.* 2009). Además, *C. subcrustulata* concuerda con la mayoría de Melastomataceae con frutos bayas que son comúnmente dispersadas por aves, las cuales cumplen un papel fundamental como dispersoras de semillas de plantas pioneras al percharse y defecar en alambres o arbustos aislados (Ellison *et al.* 1993, Robinson & Handel 1993).

A pesar de que la temperatura es más elevada, las polinizadoras prefieren visitar más las inflorescencias que se encuentran al sol, contrario a lo esperado. Esto se explica pues al parecer la abundancia de flores, frutos y botones tiene más peso en la escogencia de las abejas que la condición lumínica. Es decir, la disponibilidad de recursos para alimentación es un factor más determinante para las abejas (Hargreaves *et al.* 2009) que el costo de equilibrar su metabolismo en temperaturas altas (Woods *et al.* 2005). De ser así, quienes realizan un sacrificio por más polen son las abejas, mientras que *C. subcrustulata* se ve beneficiada por estar bajo el sol: crece y se reproduce más.

Se observó que efectivamente el crecimiento de *C. subcrustulata* está estrechamente ligado a la condición lumínica en que se encuentre, siendo mayor la cantidad de flores, botones y frutos en las plantas que se ubicaban al sol, lo cual se atribuye a que así pueden realizar más fotosíntesis y destinar más recursos para crecimiento y reproducción (Seemann *et al.* 1987). La tendencia que sí se observó según Renner (1989), fue que la proporción de visitas de abejas a inflorescencias al sol fue en las primeras horas de la mañana para aprovechar las condiciones más frescas y en horas cercanas al mediodía fueron más visitadas las plantas a la sombra. Para plantas que se encuentren en sitios donde la sombra sea más difícil de encontrar, seguramente deben abrir sus flores temprano para aprovechar

las condiciones frescas e invertir en número de flores y frutos para atraer a los polinizadores a pesar de las altas temperaturas.

Con respecto a la coloración rosada de los frutos inmaduros de *C. subcrustulata*, parece que al ser de un color llamativo, generan atracción sobre las abejas y aseguran más el éxito reproductivo (Horvitz & Schemske 1988). Esta estrategia de invertir en color de órganos inmaduros resulta ser provechosa para esta Melastomataceae, a pesar de que no es una táctica común en otras especies de la familia, el uso de la coloración en distintas partes morfológicas, es una técnica muy utilizada por las plantas en general con el fin de atraer a sus polinizadores (Podolsky 1992, Hoballah *et al.* 2007). No obstante este resultado es raro pues los frutos inmaduros no son comúnmente órganos destinados para este fin, también podrían presentar esta coloración como efecto secundario de su metabolismo, como por ejemplo, los compuestos bioquímicos que reaccionan para evitar que todos los frutos se maduren al mismo tiempo (Cipollini & Levey 1997).

En conclusión, para las plantas de *C. subcrustulata* resulta más exitoso encontrarse en condiciones lumínicas intensas, pues sus flores, botones y frutos son más abundantes si crecen bajo el sol y de esta forma atraen más polinizadores. Por su parte, las abejas prefieren aprovechar este recurso alimenticio y arriesgarse a la desecación. Además, parece que la estrategia de producir frutos inmaduros con coloración llamativa también atrae más polinizadores. Para futuros trabajos se recomienda ampliar el experimento de inflorescencias con y sin frutos inmaduros, con el fin de reforzar la idea de que la inversión en coloración de los frutos inmaduros se debe a la atracción de polinizadores.

Agradecimientos

Se agradece a los compañeros del curso de biología de campo por su colaboración en la toma de datos y al grupo con el que se trabajaron los datos. A Eduardo Chacón por su guía y ayuda en todo el proyecto, a Jorge Lobo por la identificación de las abejas y su ayuda en el campo, así como a los profesores del curso que nos sugirieron mejoras en el análisis.

Bibliografía

- 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.
- Beita-Sandí, W & M. Barahona-Palomo. 2010. Físico-química de las aguas superficiales de la cuenca del río Rincón, Península de Osa, Costa Rica. *Cuadernos de Investigación UNED* 2: 157-179.
- Cipollini, M. L. & D. J. Levey. 1997. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *American Naturalist* 150: 346-372.
- Descamps, S., S. Boutin, A.G. McAdam, D. Berteaux & J. M. Gaillard. 2009. Survival costs of reproduction vary with age in North American red squirrels. *Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences* 276: 1129–1135.
- Ellison, A. M., J. S. Denslow, B. A. Loiselle & D. Brenés. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74: 1733-1749.

- Gargiullo, M. B., B. L. Magnuson & L. D. Kimball. 2008. A Field Guide to Plants of Costa Rica. Oxford University Press, New York, USA.
- Godoi, S. & M. Takaki. 2007. Seed germination in *Miconia theaezans* (Bonpl.) Cogniaux (Melastomataceae). Brazilian Archives of Biology and Technology 50: 571-578.
- Gross, C. L. & D. Mackay. 1998. Honeybees reduce fitness in the pioneer shrub *Melastoma affine* (Melastomataceae). Biological Conservation 86: 169-178.
- Hargreaves, A.L., L. D. Harder & S. D. Johnson. 2009. Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft. Biological Reviews 84: 259-276.
- Hoballah, M. E., T. Gübitz, J. Stuurman, L. Broger, M. Barone, T. Mandel, A. Dell'Olivo, M. Arnold & C. Kuhlemeier. 2007. Single gene-mediated shift in pollinator attraction in *Petunia*. Plant Cell 19:779-790.
- Horvitz, C. C. & D. W. Schemske. 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. Ecology 69: 200-206.
- Irlandi, E. A. & M. K. Crawford. 1997. Habitat linkages: the effect of intertidal saltmarshes and adjacent subtidal habitats on abundance, movement, and growth of an estuarine fish. Oecologia 110: 222-230.
- Klein, A. M., I. Steffan-Dewenter & T. Tscharntke. 2003. Bee pollination and fruit set of *Coffea arabica* and *C. canephora* (Rubiaceae). American Journal of Botany 90: 153-157.
- Oostermeijer, J. G., S. H. Luijten, Z. V. Křenová & H. C. DenNijs. 1998. Relationships between population and habitat characteristics and reproduction of the rare *Gentiana pneumonanthe* L. Conservation Biology 12: 1042-1053
- Podolsky, R. D. 1992. Strange floral attractors: pollinator attraction and the evolution of plant sexual systems. Science 258: 791-793.
- Renner, S.S. 1989. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. Annals of the Missouri Botanical Garden 76: 496-518.
- Robinson, G.R. & S.N. Handel. 1993. Forest restoration on a closed landfill: rapid addition of new species by bird dispersal. Conservation Biology 7: 271-278.
- SAS. 2007. JMP® 7.0: Statistical Discovery. SAS Institute Inc. Cary, NC, USA.
- Seemann, J. R., T. D. Sharkey, J. Wang, & C. B. Osmond. Environmental effects on photosynthesis, nitrogen-use efficiency and metabolite pools in leaves of sun and shade plants. Plant Physiology 84: 796-802.
- Whiffin, T. & A.S. Tomb. 1972. The systematic significance of seed morphology in the neotropical capsular-fruited Melastomataceae. American Journal of Botany 59: 411-422.
- Wilms, W. & B. Wiechers. 1997. Floral resource partitioning between native *Melipona* bees and the introduced africanized honey bee in the Brazilian Atlantic rain forest. Apidologie 28: 339-355.

Woods, W. A., B. Heinrich & R. D. Stevenson. 2005. Honeybee flight metabolic rate: does it depend upon air temperature? *Journal of Experimental Biology* 208:1161-1173.

Cuadros y figuras

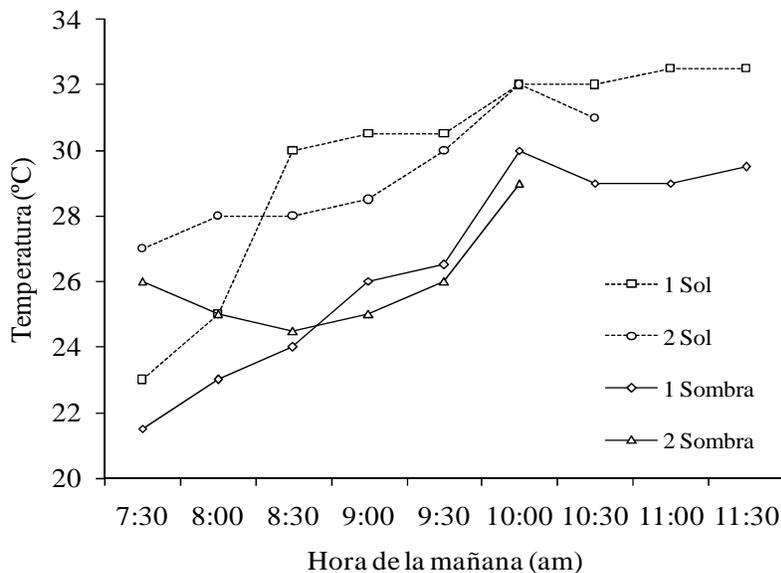


Fig. 1: Variación de la temperatura a lo largo del día según las condiciones lumínicas durante los días de muestreo en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.

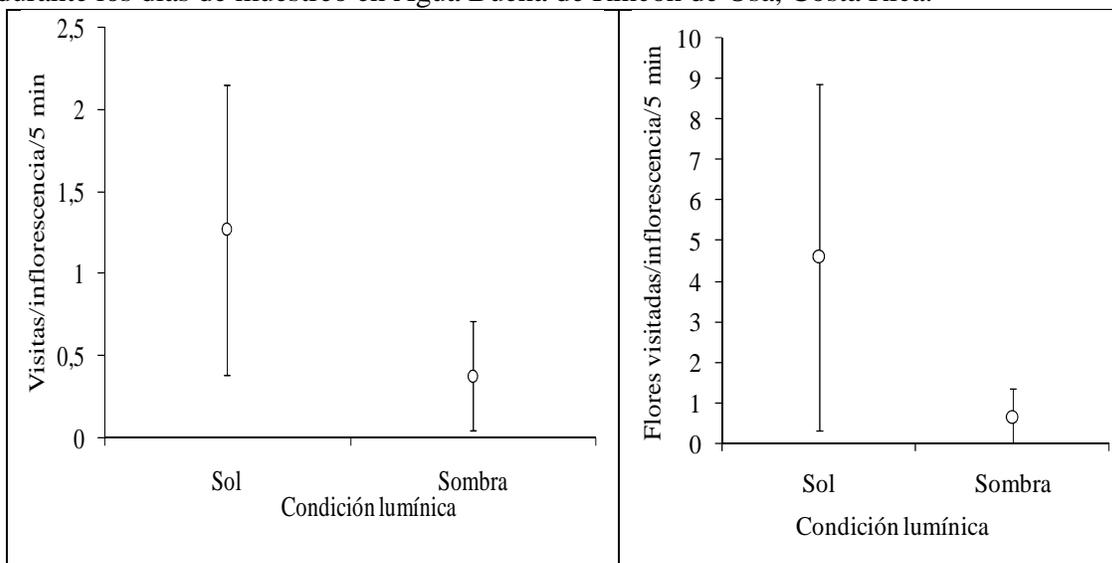


Fig. 2: Promedio y desviación estándar del número de visitas/inflorescencia/ronda (A) y flores visitadas/inflorescencia/ronda (B) a *Conostegia subcrustulata* según las condiciones lumínicas en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.

Cuadro 1: Análisis de covariancia de la cantidad de visitas de abejas/inflorescencia y flores visitadas/inflorescencia por ronda a plantas de *Conostegia subcrustulata* según las condiciones lumínicas, el tamaño de la inflorescencia y el número de inflorescencias en la planta, en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.

Modelo	Estimado	E.E.	g.l	F	p
Visitas/inflorescencia/5 min					
Número de inflorescencias	-0,132	0,238	3	-0,55	0,583
Tamaño de inflorescencia	0,016	0,002	49	6,58	<0,0001
Condición lumínica[Sol]	0,440	0,404	52	1,09	0,281
Flores visitadas/inflorescencia/5 min					
Número de inflorescencias	-0,044	0,052	3	-0,83	0,410
Tamaño de inflorescencia	0,003	0,0005	49	6,33	<0,0001
Condición lumínica[Sol]	0,119	0,089	52	1,34	0,186

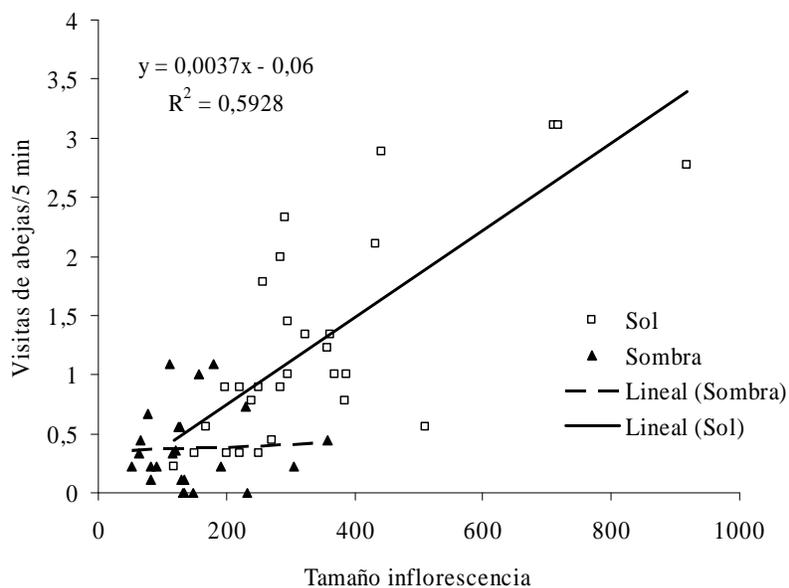


Fig. 3: Relación entre el tamaño de la inflorescencia y el número de visitas de abejas/ronda en plantas de *Conostegia subcrustulata* según las condiciones lumínicas en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.

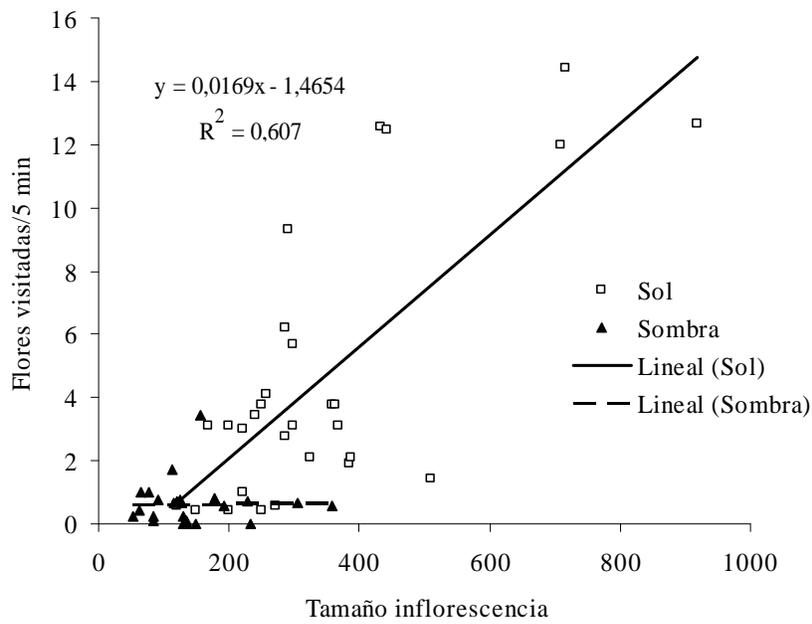


Fig. 4: Relación entre el tamaño de la inflorescencia y el número de flores visitadas/ronda en plantas de *Conostegia subcrustulata* según las condiciones lumínicas en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.

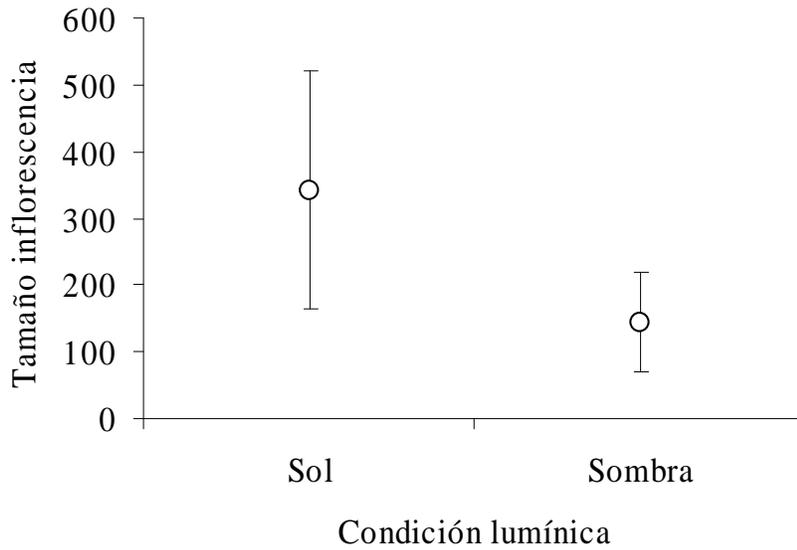


Fig. 5: Promedio y desviación estándar para el tamaño de la inflorescencia de *Conostegia subcrustulata* según las condiciones lumínicas en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.

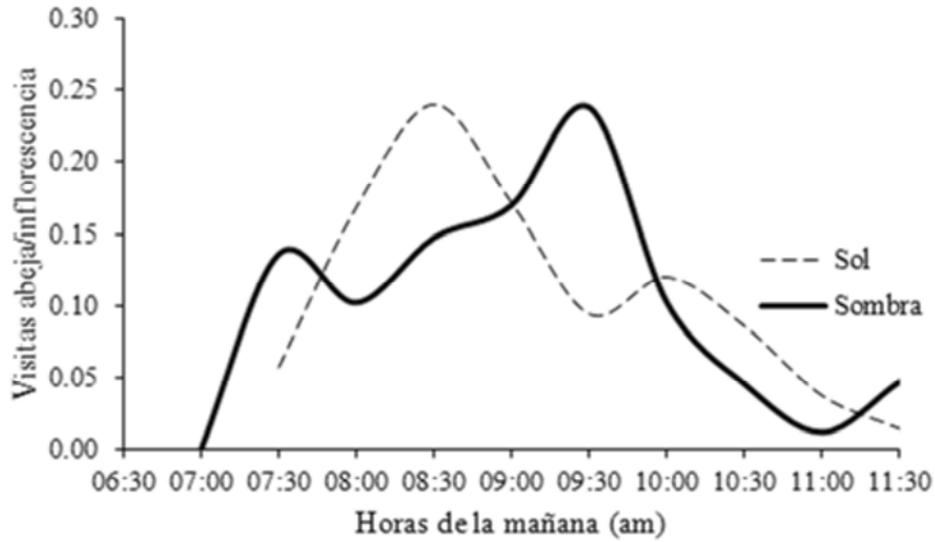


Fig. 6: Proporción de visitas de abejas/inflorescencia a lo largo del transcurso del periodo de observación de polinizadores en plantas de *Conostegia subcrustulata* según las condiciones lumínicas en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.

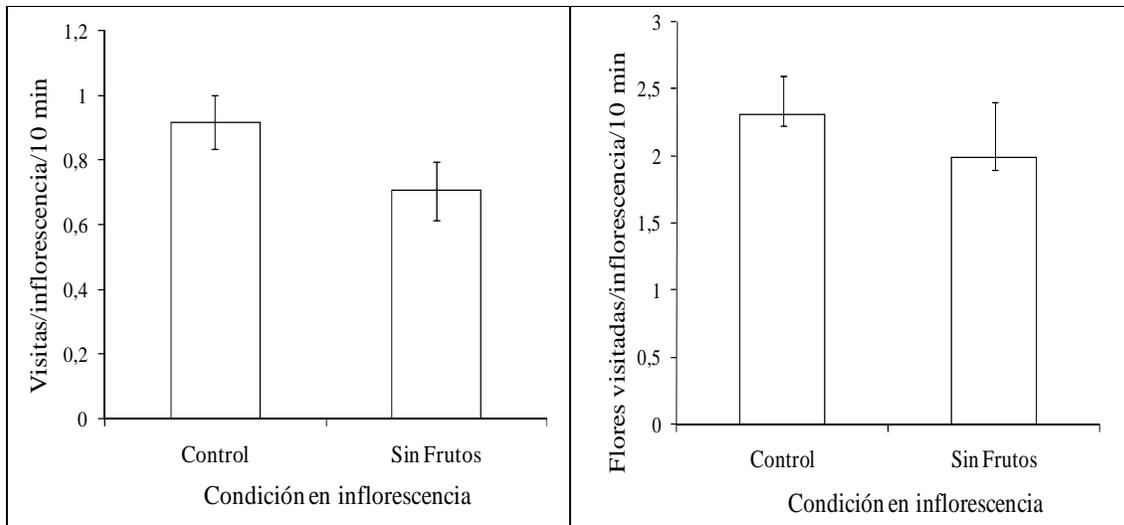


Fig. 7: Promedio y error estándar para el número de visitas de abejas/10 min (A) y el número de flores visitadas/10 min (B) en inflorescencias control y sin frutos de *Conostegia subcrustulata* en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.



Trabajos individuales

Arquitectura funcional de la caña agria *Costus pulverulentus* C. Presl (Costaceae)

José Antonio Guzmán Q.

Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica. antguz06@gmail.com

Resumen: El entendimiento de la función de la organización de las partes de una planta permite la comprensión y predicción de procesos intrínsecos y ecológicos. En este trabajo se analizó la arquitectura de *Costus pulverulentus* mediante la caracterización de las partes funcionales de los órganos de la especie. Se encontró que la longitud de entrenudos es menor conforme aumenta el número de los mismos, esto estaría influenciando la superposición de las hojas en la copa superior. Existe una disminución del ángulo de divergencia en hojas conforme se presenta mayor número de hojas, este efecto probablemente es afectado por las características ontogenéticas y la direccionalidad del recurso lumínico. Las diferencias entre la proporción del área foliar y el área foliar específica (*AFE*) a través de la copa demuestran que las hojas intermedias son las que presentan mayor superficie de exposición y los menores valores de *AFE*, por lo cual es posible que esta región sea la encargada en mayor medida de la captura de luz. Las diferencias encontradas en la morfología foliar y el tamaño foliar probablemente pueden responder tanto ante un factor ontogénico como ante un factor ambiental. Ninguna de las teorías existentes puede explicar el patrón inusual de sus estructuras, sin embargo la recolección de datos en diversos aspectos y la simulación de su forma puede proporcionar claves definitivas para la visualización funcional de su arquitectura.

Palabras clave: Arquitectura de copa, ángulo de divergencia, asignación de biomasa, heterófilia, filotaxis.

La organización de las partes de una planta y su funcionalidad ha sido objeto de interés porque permiten la comprensión y predicción de procesos intrínsecos y procesos ecológicos (Tomlinson 1987, Niklas 1994, 1995, Hanan *et al.* 2004). Lo anterior sea a podido estudiar debido a que actualmente las plantas son consideradas como organismos metaméricos (Sprugel *et al.* 1991), donde cada una de sus partes (metámeros) responden de manera independiente ante los factores del medio (White 1979). A pesar del comportamiento metamérico, es claro que los rasgos anatómicos, morfológicos y fisiológicos están determinados por características ontogenéticas que han sido derivadas a raíz de la adaptación al ambiente (Barthélémy & Caraglio 2007).

Dentro de la morfología de las plantas es posible evidenciar diversos caracteres que son influenciados por rasgos ontogenéticos, como lo es la filotaxis (Kirchoff & Rutishauser 1990), la arquitectura (Barthélémy & Caraglio 2007) y la heterófila (Critchfield 1970). En general, los rasgos descritos anteriormente juegan un papel importante en el crecimiento y en la supervivencia de las especies (Valladares & Pearcy 2000, Valladares & Niinemets 2007), ya que estos pueden afectar tanto la captura de luz como la ganancia de carbono (Steingraeber 1982, Gálvez & Pearcy 2003, Valladares & Brites 2004, Pearcy *et al.* 2005).

En general, el estudio de las características morfológicas y ontogenéticas dentro de las especies del género *Costus* ha tenido gran interés históricamente, como lo demuestran algunos trabajos de Smith (1941), Snow (1952), Kirchoff & Rutishauser (1990), Valladares *et al.* (2002) y Falcón & Plaza (2007) por citar algunos. En la mayoría de estos, se atiende a los ángulos de divergencia entre las hojas para explicar y proponer hipótesis sobre su ontogenia de su distribución foliar. En esencia, estudios por Kirchoff & Rutishauser (1990)

evidencian la gran diversidad de hipótesis que se han planteado para explicar el porqué de la filotaxis del género, sin embargo ninguna de estas son capaces de responder a todos los fenómenos asociados con su inusual distribución y morfología (Kirchoff & Rutishauser 1990).

Dado lo anterior, en este se estudió se pretende analizar las características de la arquitectura de copa de *Costus pulverulentus* basándose en que los rasgos arquitectónicos que presentan los individuos responden ante un papel funcional plástico, el cual está influenciado por caracteres ontogenéticos de la especie. Es esencia se pretende desarrollar: 1) el análisis de la arquitectura de copa por medio de la caracterización de la posición de los entrenudos y el ángulo de divergencia entre hojas con el fin de evidenciar si estos rasgos varían o no con respecto a los descritos en otras especies de *Costus*, 2) evidenciar si existe variación del área y la asignación de biomasa a nivel foliar con el propósito de identificar si esta responde potencialmente ante un efecto ontogenético, plástico o a la sumatoria de los dos, y 3) identificar si existe del heteromorfismo foliar dentro de la especie con el fin de brindar hipótesis sobre esta inusual característica.

Materiales y métodos

Sitio de estudio.— El estudio se realizó entre el 23 y 28 de enero del 2012 en los alrededores del Centro de Estudios y Empoderamiento Comunal Dr. Alvaro Wille Trejos (CEEC – AWT), ubicado en la comunidad de Agua Buena dentro de en la península de Osa, Costa Rica (8° 42' 1.60'' N, 83° 30' 50.40'' W, 70msnm). Según estimaciones de Hernández (2005) la región cuenta con una precipitación media anual de 4247mm y temperaturas promedio anuales de 26 °C. Este sitio se puede clasificar dentro del sistema de zonas de vida de Holdrige (1982) como Bosque Tropical muy húmedo.

Especie de estudio.— Se trabajó con individuos de *Costus pulverulentus*. En general el género *Costus* cuenta con 98 especies pantropicales (Mass 1972), de las cuales 24 se encuentran en Costa Rica (Mass & van de Kamer 2003). La distribución foliar del género se le ha descrito como espiral-monóstica o bien de una forma más resumida costoidal (Snow 1952). Específicamente *C. pulverulentus* es una especie que se distribuye desde México hasta Ecuador y Venezuela dentro de bosques primarios y secundarios. En Costa Rica se distribuye por todo el país entre un rango altitudinal de 0 a 1400msnm (Mass & van de Kamer 2003) y se caracteriza por presentar alturas de hasta 2.5 m con láminas de 10-35 x 4-12cm, generalmente estrecho obovada.

Arquitectura de copa.— Para estudiar la arquitectura de *C. pulverulentus* se escogieron 30 individuos que no estuvieran cerca de otros individuos de la misma especie en un radio de 30cm. Los 30 individuos escogidos estaban separados aproximadamente a más de diez metros de distancia entre ellos. A cada individuo se le caracterizó la cobertura de dosel por medio de un densímetro según el protocolo descrito por Mostacedo & Fredericksen (2000). A cada planta seleccionada se les caracterizó su arquitectura de copa por medio del modelo propuesto por Percy & Yang (1996) según el protocolo de obtención descrito por Percy *et al.* (2011). Para esto se tomó el entrenudo principal (tallo base) como la unidad elemental y su sumatoria de entrenudos, peciolos y hojas reflejaría su arquitectura de copa según su distribución espacial y su longitud. Se consideró como entrenudo, aquel segmento del tallo que estuviese entre hojas o bien entre una hoja y sus raíces, y se consideró una hoja al segmento foliar expandido que la representa. Cada

entrenado, peciolo u hoja fue descrito por su longitud, diámetro (excluyendo la hoja), ángulo de elevación y la orientación. Las mediciones de la longitud, el diámetro de los nudos y peciolos se hicieron con un calibrador, la de la longitud de cada hoja con una cinta métrica graduada en mm, el ángulo de elevación y la orientación de los entrenados, peciolos y hojas con un clinómetro digital (Nikon Forestry Pro, Nikon Inc. EEUU) y una brújula respectivamente.

Dado que las plantas seleccionadas presentaban dos morfologías foliares visualmente contrastantes, se utilizaron dos morfologías foliares estándares como indicadoras de la población para el modelo de arquitectura de copa, las cuales están descritas por: 1) las hojas basales, la hoja más cercana al suelo que presentaban los individuos, y 2) las hojas intermedias, la hoja intermedia dentro de la copa de la planta. A estas dos formas morfológicas se les reflejó su geometría por medio un conjunto de 31 coordenadas al azar “x” y “y” alrededor de su periferia que describía potencialmente su forma independientemente de su tamaño.

De las mediciones se procedió a realizar simulaciones de la arquitectura utilizando el programa *YpTools* (R pack, Remko Duursma 2012). Lo anterior se realizó para obtener variables generales descriptivas de los individuos como es el área foliar total (*AFT*), el tamaño foliar medio (*TFM*), el largo total del tallo (*LT*), el diámetro basal a 5cm (D_b), el ancho, largo y volumen de copa (*AC*, *LC*, *VC* respectivamente) y el índice de forma de copa. Con estas variables se obtuvieron relaciones alométricas descriptivas de la forma y la distribución de las partes de la planta como es el índice de forma (Niklas 1994), y las relaciones del AFT/D_b y VC/D_b . Así mismo, se modeló la arquitectura de copa por cada planta utilizando el programa *Yplant* (Percy & Yang 1996) con el fin de extraer el área foliar estimada para cada hoja.

Asignación de Biomasa.— Cada individuo utilizado para caracterizar la arquitectura de copa se cosechó y se llevó al laboratorio para determinar la asignación de biomasa foliar. Por cada hoja de cada planta se extrajo una fracción de la lámina foliar con un borde afilado de un tubo metálico con un área conocida de 9.03cm^2 , la extracción se realizó dentro de una región de la lámina en donde son se encontraran venas y no se presentara un mecánico aparente. Posteriormente, cada fracción extraída se puso a secar por 72 horas al sol, para después pesar su biomasa por medio de una balanza analítica (± 0.00005). Con lo anterior, se procedió a estimar el área foliar específica (*AFE*) por medio de la relación del área foliar extraída entre su biomasa correspondiente según Beadle (1985).

Morfología foliar.— Dentro del mismo sitio de recolecta se seleccionaron y cosecharon por aparte 20 individuos con el fin de evidenciar si la especie presenta heterófila. Para esto se seleccionaron tres hojas dentro de los estratos de la copa: 1) la hoja inferior, la hoja más cercana al suelo, 2) la hoja intermedia, la hoja intermedia en la copa de la planta, y 3) la hoja superior, la última hoja expandida de la copa. A cada hoja se les marcaron 12 puntos de referencia que describían las dimensiones de forma foliar con un marcador indeleble: un punto en el punto de inserción de la base de lámina con el peciolo, otro en el ápice y otros diez puntos a ambos lados del perímetro de la hoja que correspondiesen a una distancia a 15, 25, 50, 75, 85% de la línea central de la longitud de la hoja (punto de inserción-ápice) (Fig. 1). Luego a cada hoja se le tomó una fotografía para después digitalizar los puntos de referencia por medio del programa *ImageJ* 1.45 (Ferreira & Rasban 2011). De la digitalización de los puntos de todas las hojas se realizó una

transformación de *Procrustes 2D* con el programa *PAST 2.10* (Hammer *et al.* 2001) con el fin de estandarizar la morfología foliar de cada hoja independientemente del tamaño que presente.

Análisis de datos.— Dada la variación en las características en la población escogida (altura, longitud de cada entrenudo, número de hojas, número de entrenudos, área de cada hoja y área total de cada planta) se realizaron estandarizaciones de los valores por cada planta. El número de hojas y el número de entrenudos se estandarizó por cada planta por medio de la división según la posición dentro de la planta del número de hoja o entrenudo menos uno entre el número total de hojas o entrenudos menos uno, obteniendo de esta manera el número de hojas estandariza (NH_e) y el número de entrenudos estandarizados (NE_e). Por otra parte, el área de cada hoja por planta se proporcionó en relación al AFT (AF_p), por medio de la división del área de foliar de cada hoja entre el AFT de cada planta. La posición de cada entrenudo en cada planta se proporcionó según la longitud total del tallo de la planta, por medio de la división del largo al que se encontraba el entrenudo entre la longitud total del tallo.

Para describir la variación de la posición del entrenudo a lo largo de planta, se realizaron regresiones lineales simples del logaritmo de todos los valores de obtenidos de todas las plantas entre el NE_e . Así mismo para evidenciar la variación del ángulo de divergencia a lo largo de la copa, se realizaron regresiones polinomiales de segundo grado con todos los valores obtenidos de todas las plantas entre el NH_e . Con el fin de analizar los patrones de la composición de la estructura foliar como lo es el número de hojas y el área foliar media (AF_M) y total de la planta (AF_T) se realizaron regresiones lineales entre los parámetros descritos.

Para evidenciar como se encuentra la distribución espacial del AF_p y AFE dentro de la copa se realizó regresiones polinomiales de segundo grado de las variables anteriores entre NH_e con todos los valores extraídos de todas las hojas.

De los valores de la transformación de *Procrustes* obtenidos de la morfología foliar se procedió a realizar un análisis de componentes principales (*PCA*) sobre una matriz de covarianza. Lo anterior se realizó con el fin de resumir la variación espacial de los datos, así como evidenciar cuál de los puntos de referencia seleccionados es el que tiene mayor peso en la variación morfológica. Así mismo, de los valores extraídos de los dos primeros componentes (*eigenvalues*), se procedió a realizar un análisis de varianza por categoría de hoja (inferior, media y superior) así como una prueba *a posteriori* de Tukey, para probar si existen diferencias de la variación morfológica resumida a lo largo de la copa.

Todas las ecuaciones lineales simples o cuadráticas se realizaron en *SigmaPlot 10* (Systat Software Inc. 2006). En todos los casos se utilizó la desviación estándar como medida de variación. El análisis de componentes principales se realizó con el programa *JMP 7* (SAS Institute Inc. 2007) siguiendo los lineamientos descritos según Quinn & Keough (2002).

Resultados

En general los individuos recolectados se presentaban bajo coberturas de dosel con ámbitos de 92.13–98.44%. Se encontró que las plantas seleccionadas presentaban entre 8 y 23 hojas, en promedio 3.79 ± 13.3 hojas por individuo (Cuadro 1). El largo de tallo presentaba ámbitos entre 0.37 y 1.92m, con variaciones dentro del área foliar total de 0.06–

0.38 m². El volumen, el ancho y el largo de la copa fueron variables que rondaban entre 0.006–0.13 m³, 0.41–0.90 m, 0.08–0.72 m respectivamente. Dentro de la asignación de biomasa se encontró que los individuos mostraban valores entre 221.59–299.28 cm²g⁻¹ de área foliar específica.

Según las relaciones alométricas obtenidas, las plantas presentaban formas alargadas tanto en su forma general como en su copa (Cuadro 2). Los valores del índice de forma e índice de forma de copa calculados presentaban ámbitos entre 37.02–174.9, y de 2.13–7.51 respectivamente. Así mismo, se encontró que por cada milímetro de diámetro de base existe entre 0.01–0.39m² de área foliar y 591.20–13033.35m³ de volumen de copa.

En relación con la posición del entrenudo a través de la planta (Fig. 2), se encontró que el primer entrenudo de la planta (el tallo base) se representa dentro del 54±16% de la longitud total de la misma, mientras que la mitad de entrenudos que una planta puede presentar se encuentra aproximadamente al 80% de la longitud total de la misma.

El ángulo de divergencia de las hojas según el número de hoja estandarizada en la planta (Fig. 3) reflejó que las hojas inferiores presentan mayores ángulos de separación en comparación con las hojas medias, pero no así con hojas superiores. Aproximadamente la segunda hoja está separada de la primera hoja en un ángulo de 90°, mientras que las hojas medias se encuentran separadas por 30°. En promedio el ángulo de divergencia de las hojas de todas las plantas fue de 44.46±22.83%, presentando valores entre 6–160°.

Las comparaciones del AF_T y el AF_M entre el número de hojas (Fig. 4A, 3B) evidenció que existe una relación causal entre el número de hojas y su AF_T ($r^2=0.67$, $p<0.001$), pero no tan evidentemente del AF_M que pueda presentar una planta ($r^2=0.16$, $p=0.02$). La relación AF_T entre el AF_M (Fig. 4C), reflejó que las plantas que presentan AF_M mayores van a presentar AF_T mayores.

La distribución de los valores de la regresión realizada de AF_p entre el NH_e evidenció que existen hojas de menor tamaño en la parte inferior y superiores de la planta (Fig. 5A), mientras que las hojas de mayor tamaño se concentran en la parte media de la copa. En relación con la asignación de biomasa a nivel foliar entre el NH_e se encontró que las hojas inferiores y superiores en la copa presentaban mayores valores AFE que hojas intermedias (Fig. 5B).

Según el *PCA* de la morfología foliar, los dos primeros componentes explican aproximadamente al 85% de la variación de los datos (Fig. 6). El primer componente está influenciado principalmente por los puntos próximos al ápice hacia lo ancho (al 85% de largo) (*eigenvector*= 0.35, -0.33), mientras que el segundo componente está influenciado en mayor medida por el ápice hacia lo largo (*eigenvector* = -0.52). El análisis de varianza realizado de los valores extraídos por cada componente según las categorías de hojas propuestas, reflejó que existen diferencias dentro del primer componente ($F_{2,57}=107.49$, $p<0.001$) pero no así dentro del segundo componente ($F_{2,57}=0.53$, $p=0.58$). La prueba *a posteriori* dentro del primer componente evidencio que las hojas medias y superiores compartían morfologías foliares similares (Tukey, $p>0.05$), mientras que estas eran diferentes a las morfologías foliares inferiores (Tukey, $p<0.05$).

Discusión

Los rasgos generales y las relaciones alométricas encontradas pudieron evidenciar que las plantas reflejaron mayores valores de *AFE* a los registrados por Santiago & Wright (2007) ($AFE=199.4$) y menores valores a los registrados por Valladares *et al.* (2002) ($AFE=288.6\pm 1.3$). Así mismo, se evidenció que las plantas exhiben mayores áreas foliares y volúmenes de copa que son soportadas por un tallo basal en comparación a lo que se puede encontrar en árboles (McDowell *et al.* 2002). En general, los parámetros descritos anteriormente están relacionados fielmente con las características plásticas, la historia de vida, y el grado de desarrollo que las especies pueden presentar (Pooter & De Jong, 1999, Lambers *et al.* 2008), por ende es de espera que exista divergencia de estos parámetros a los descritos por otras especies y por otros autores.

En relación con la posición del entrenudo es claro que conforme se aumente en la cantidad de entrenudos la planta va experimenta una disminución en la longitud de los mismos. En general, estas tendencias son similares a las descritas en *C. saber*, *C. woodsonii* y *C. cuspidatus* (Kirchoff & Rutishauser 1990), donde los autores atribuyen a este patrón a las características ontogenéticas de las especies. A pesar de lo anterior, las implicaciones funcionales esto se podría traducir en que las hojas de entrenudos superiores van a presentar una mayor sobre posición, y con esto, un posible efecto de autosombreo sobre las hojas inferiores, lo que implicarían posibles deficiencias en la captura de luz (Niklas 1988, Takenaka 1994) independientemente de que a mayor altura dentro de la copa las hojas también podrían experimentar un mayor recurso lumínico (Montgomery & Chazdon 2001).

Los ángulos de divergencia mostraron ser más variables a los encontrados en otras especies de *Costus* como en *C. saber*, *C. woodsonii* y *C. cuspidatus* con ángulos de divergencia entre 50–90°, 40–130° y 65–80° respectivamente (Kirchoff & Rutishauser 1990). A pesar de esto, las tendencias encontradas en *C. pulverulentus* y las descritas por Kirchoff & Rustishuser (1990) para *C. woodsonii* y *C. cuspidatus* son contundentes, existe una disminución contrastante del ángulo de divergencia en las hojas medias de la copa en comparación con las hojas basales, así como existe un aumento del ángulo de divergencia de las hojas superiores en comparación con las hojas medias de la copa. Aunque Kirchoff & Rustishuser (1990) no dan explicación alguna ante este efecto, es probable que la orientación de las hojas respondan tanto a un patrón ontofilogenético como a la dinámica lumínica del ambiente (Valladares & Niinemets 2007), orientando las hojas donde hay una mayor recurso lumínico.

Las relaciones del área foliar total, área foliar media, y el número de hojas evidenció que los individuos de *C. pulverulentus* buscan como característica funcional para aumentar el área foliar, aumentar el tamaño de la hoja mas que aumentar en el número de hojas. En estudios con árboles de *Hyeronima alchorneoides* se ha encontrado que individuos con mayor edad y tamaño buscan como estrategia para aumentar el área foliar producir mayor cantidad de hojas mas que aumentar el tamaño foliar (Reich *et al.* 2004). Lo anterior es un efecto contrario al encontrado en este estudio, por lo cual el padrón evidenciado podría ser considerado como estrategia potencial para aumentar el área foliar en la planta.

Las proporciones de áreas foliares y de las *AFE* encontradas en las hojas intermedias reflejan indirectamente que la parte media de la copa es la que puede llevar potencialmente el mayor peso en la captura de luz, lo anterior se basa en: 1) las hojas intermedias por presentar áreas foliares mayores pueden presentar mayor superficie de

exposición (Niklas 1988), además que 2) la presencia de bajas *AFE* dentro de una planta usualmente es un indicativo de que hojas están expuestas a mayor radiación lumínica (Lambers *et al.* 2008). La variación del *AFE* a lo largo de la copa se pueden explicar ya que según Lusk & Warton (2007) las relaciones de asignación de biomasa a nivel foliar dependen del hábitat de la hoja y la ontogenia de la especie. A pesar de lo anterior, hay que tener en cuenta que dentro de este trabajo se estudió la arquitectura de los individuos en un lapso relativamente corto, es por esto que las variaciones encontradas del área foliar, el *AFE* y la morfología foliar también podrían verse potencialmente influenciadas por los patrones fenológicos de la especie y los patrones temporales del ambiente (Ford 1967).

Según Rich *et al.* (2004) y Valladares & Niinemets (2008) las diferencias en la morfología foliar y el tamaño foliar responden ante un factor ontogénico, es por esto que las diferencias encontradas en la morfología foliar de las hojas interiores-superiores y basales dentro de la copa podrían responder ante la ontogenia foliar de la especie. A raíz de lo anterior surge una pregunta, ¿cuál es la funcionalidad del heteromorfismo foliar?. Aunque en este trabajo no se contempló, es probable que exista un mayor autosombreo foliar dentro de la copa si la planta sólo presentara la morfología foliar basal. Es por esto que se recomiendan para futuros estudios realizar metodologías que identifiquen el posible autosombreo que podría presentar la especie con diferentes morfologías foliares.

En conclusión, la arquitectura de *C. pulverulentus* presenta variaciones en los tamaños de los entrenudos, en los ángulos de divergencia, el tamaño, asignación de biomasa y forma de las hojas, los cuales son productos potenciales del desarrollo ontogenético de la especie y la plasticidad fenotípica de la especie. Así mismo, la caracterización de las relaciones del área foliar entre las plantas evidencian una posible estrategia potencial para aumentar el área foliar, la cual puede tener implicaciones ecológicas en la adaptación al medio, teniendo presente las limitantes de la especie en la producción de hojas en relación con la altura máxima que esta puede lograr.

A pesar del esfuerzo en la descripción arquitectónica de las especies del género *Costus* en este estudio y en otros (Smith 1941, Snow 1952, Kirchoff & Rustishuser 1990, Valladares *et al.* 2002), las características del género seguirá siendo como lo ha sido por 144 años un interesante rompecabezas. Ninguna de las teorías existentes puede explicar el patrón inusual de su arquitectura (Kirchoff & Rustishuser 1990), sin embargo la recolección de datos en diversos aspectos puede proporcionar claves definitivas para la visualización funcional de su arquitectura.

Agradecimientos

A los coordinadores del curso Federico Bolaños, Eduardo Chacón y Jorge Lobo por las recomendaciones realizadas para el proyecto así como permitirme participar en el curso, así mismo a Roberto A. Cordero S. por sus acertadas recomendaciones en el análisis y la presentación de los datos. Finalmente agradezco al CEEC-AWT por todas las comodidades ofrecidas para realizar este trabajo.

Bibliografía

- Barthélémy, D. & Y. Caraglio. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99:375–407.
- Beadle, C. L. 1985. Plant growth analysis. pp. 20–25 *In*: J. Coombs, D. O. Hall, S. P. Long & J. M. O. Scurlock, (eds) *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. Pergamon Press, Oxford, EEUU.
- Critchfield, W. B. 1970. Shoot growth and leaf dimorphism in Boston Ivy (*Parthenocissus tricuspidata*). *American Journal of Botany* 57:535–542.
- Duursma, R. 2012. YpTools: Plant architecture analysis whit R. Disponible en: <http://www.remkoduursma.com/work/yptools>. Accedido el: 23 de febrero de 2012.
- Falcón, S. & A. Plaza. 2007. On the Fibonacci k -numbers. *Chaos, Solitons & Fractals* 32:1615–1624.
- Ferreira, T. & W. Rasband. 2011. ImageJ user guide: IJ 1.45m. Disponible en: <http://rsbweb.nih.gov/ij/index.html>. Accedido el 22 de mayo de 2012.
- Ford, R. S. 1967. The leaf dimorphism of *Liquidambar styraciflua* L. *American Midland Naturalist* 77:42–50.
- Gálvez, D. & R. W. Pearcy. 2003. Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implication for light interception and dialy carbon gain. *Oecologia* 135:22–29.
- Hammer, Ø, D. A. T. Harper & P. D. Ryan. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleantología Electronica* 4:1–9.
- Hanan, J. S., F. D. Fracchia, D. Fowler, M. J. de Boer & L. Mercer. 2004. *The algorithmic beauty of plant*. Springer-Verlag, New York, EEUU.
- Hernández, G. R. 2005. Mapa climatológico de Costa Rica. Escuela de Ciencias Geográficas, Universidad Nacional de Costa Rica. Disponible en: <http://www.una.ac.cr/geocrad/mapas/index.html>. Accedido el: 23 de febrero de 2012.
- Holdridge, L. R. 2000. *Ecología basada en zonas de vida*. Quinta edición. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José, Costa Rica.
- Kirchoff, B. K. & R. Rutishauser. 1990. The phyllotaxy of *Costus* (Costaceae). *Botanical Gazette* 151:88–105.
- Lambers, H., F. S. Chapin & T. L. Pons. 2008. *Plant physiological ecology*. Segunda edición. Springer, New York, EEUU.
- Lusk, C. H. & D. I. Warton. 2007. Global meta-analysis shows that reationships of leaf mass per area with species shade tolerance depend of leaf habit and ontogeny. *New Phytology* 176:764–774.
- Mass, P. J. M. 1972. Costoide (Zingiberaceae). *Flora Neotropica* 8:1–140.
- Mass, P. J. M. & H. M. van de Kamer. 2003. Costaceae. pp. 413–416 *In*: B. E. Hammel, M. H. Grayum, C. Herrera & N. Zamora, (eds) *Manual de plantas de Costa Rica*. Volumen II. Missouri Botanical Garden Prees, EEUU.

- Montgomery, R. A. & R. L. Chazdon. 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forest. *Ecology* 82:2707–2718.
- Niklas, K. J. 1988. The role of phyllotactic pattern as a ‘developmental constraint’ on the interception of light by leaf surfaces. *Evolution* 42:1–16.
- Niklas, K. J. 1994. Plant allometry: The scaling of form and process. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU.
- Niklas, K. J. 1995. Plant biomechanics. University of Chicago Press, Chicago, EEUU.
- Pearcy, R. W. & W. Yang. 1996. A three-dimensional crown architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecologia* 108:1–12.
- Pearcy, R. W., H. Muraoka & F. Valladares. 2005. Crow architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New Phytology* 166:791–800.
- Pearcy, R. W., R. A. Duursma & D. S. Falster. 2011. Studying plant architecture with Y-plant and 3D digitizing. Disponible en: <http://prometheuswiki.publish.csiro.au/tiki-index.php?page=Studying+plant+architecture+with+Y-plant+and+3D+digitising>. Accedido el: 27 de diciembre 2011.
- Pooter, H. & B. De Jong. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytology* 143:163–176.
- Quinn, G. & M. Keough. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, New York, EEUU.
- Reich, A., N. M. Holbrook & J. J. Ewel. 2004. Developmental and physiological correlates of leaf size in *Hyronima alchorneoides* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 91:582–589.
- Santiago, L. S. & S. J. Wright. 2007. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology* 21:19–27.
- Sprugel, D. G., T. M. Hicnkley & W. Schaap. 1991. The theory and practice of branch autonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:309–334.
- Smith, R. W. 1941. The phyllotaxis of *Costus* from the standpoint of development. *Proceedings of the Leeds Philosophical and Literary Society (Scientific Section)* 4:42–43.
- Snow, R. 1952. On the shoot apex and phyllotaxis of *Costus*. *New Phytology* 51: 359–363.
- Steingraeber, D. A. 1982. Heterophylly and neoformation of leave in Sugar Maple (*Acer saccharum*). *American Journal of Botany* 69:1277–1282.
- Takenaka, A. 1994. Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research* 9:109–114.
- Tomlinson, P. B. 1987. Architecture of tropical plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:1–21.

- Valladares, F. & R. W. Pearcy. 2000. The role of crow architecture for light harvesting and carbon gain in extreme light environments assessed with a realistic 3D model. *Anales Jardín Botánico de Madrid* 58:3–16.
- Valladares, F., J. B. Skillman & R. W. Pearcy. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crow architectures: A case of morphological compensation. *American Journal of Botany* 89:1275–1284.
- Valladares, F. & D. Brites. 2004. Leaf phyllotaxis: Does it really affect light capture?. *Plant Ecology* 174:11–17.
- Valladares, F. & Ü. Niinemets. 2007. The architecture of plant crowns: from design rules to light capture and performance. pp. 101–154 *In*: F. I. Pugnaire & F. Valladares, (eds) *Functional plant ecology*. CRC Press, New York, EEUU.
- Valladares, F. & Ü. Niinemets. 2008. Shade tolerance, a key plant features of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 39:237–257.
- White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:109–145.

Cuadros y Figuras

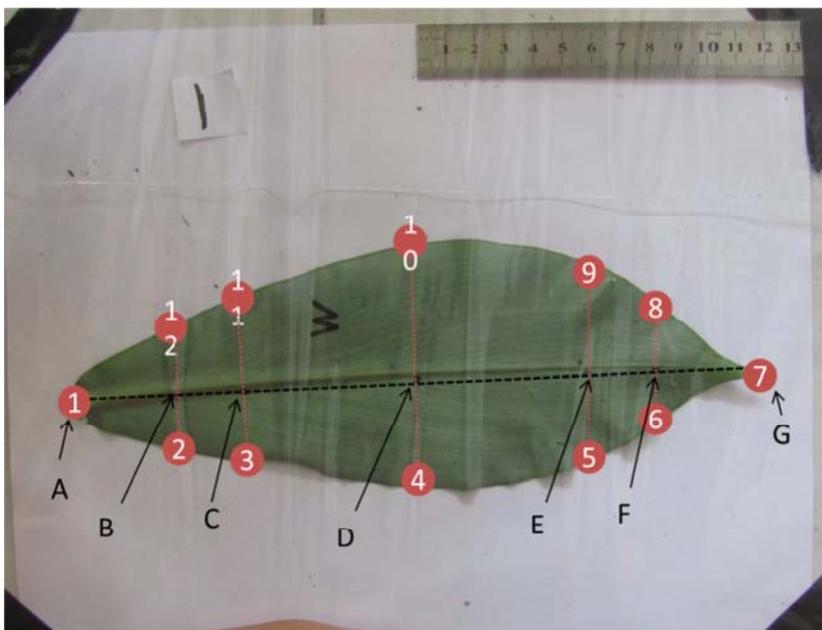


Fig. 1: Puntos de referencia para describir la forma de la hoja de *Costus pulverulentus*. A: punto de inserción del peciolo; Distancia del B (15%), C (25%), D (50%), E (75%), F(85%) de la longitud total; G: ápice.

Cuadro 1. Características generales de los individuos de *Costus pulverulentus* seleccionados en Agua Buena de Osa, Costa Rica.

Característica	Promedio (\pm DE)
Número de hojas	13.20 \pm 3.79
Diámetro basal (mm)	9.33 \pm 1.43
Largo del tallo (m)	0.94 \pm 0.32
Área foliar total (m ²)	0.18 \pm 0.09
Ancho de copa (cm)	61.9 \pm 13.2
Largo de copa (cm)	42.1 \pm 13.3
Volumen de copa (m ³)	0.051 \pm 0.034
Área foliar específica (cm ² g ⁻¹)	256.60 \pm 22.32

Cuadro 2. Relaciones alométricas de *Costus pulverulentus* en Agua Buena de Osa, Costa Rica. Cada valor representa el promedio y la desviación estándar (\pm). Relación del área foliar total (AFT) y el diámetro basal (D_b), relación del volumen de copa (VC) y el diámetro basal (D_b).

Relación alométrica	Promedio (\pm DE)
Índice de forma	100.4 \pm 31.95
Índice de forma de copa	3.07 \pm 0.96
$AFT D_b^{-1}$ ($m^2 cm^{-1}$)	0.098 \pm 0.103
$VC D_b^{-1}$ ($m^3 mm^{-1}$)	13033.23 \pm 591.20

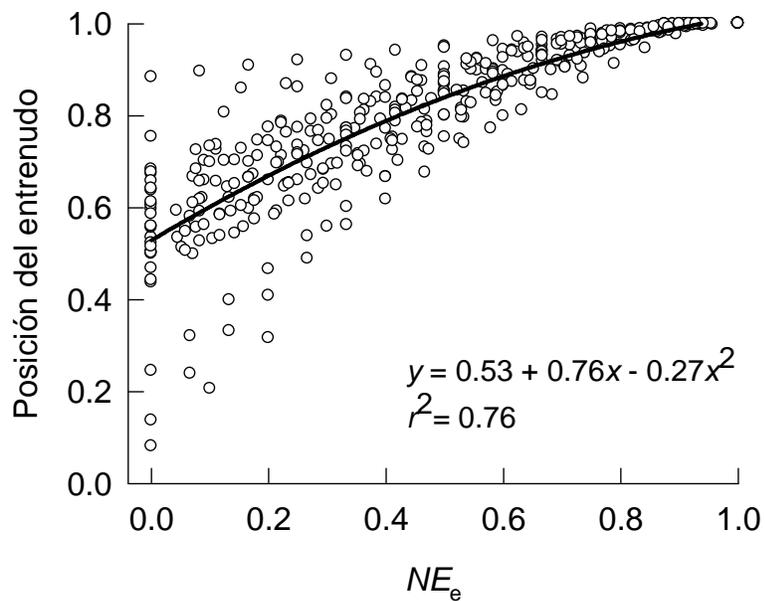


Fig. 2: Relación de la posición del entrenudo en la planta y el número de entrenudo estandarizado (NE_e) de *Costus pulverulentus* en Agua Buena, Osa, Costa Rica. . La significancia de la regresión esta descrita por $F_{2,423} = 706.49$, $p < 0.001$.

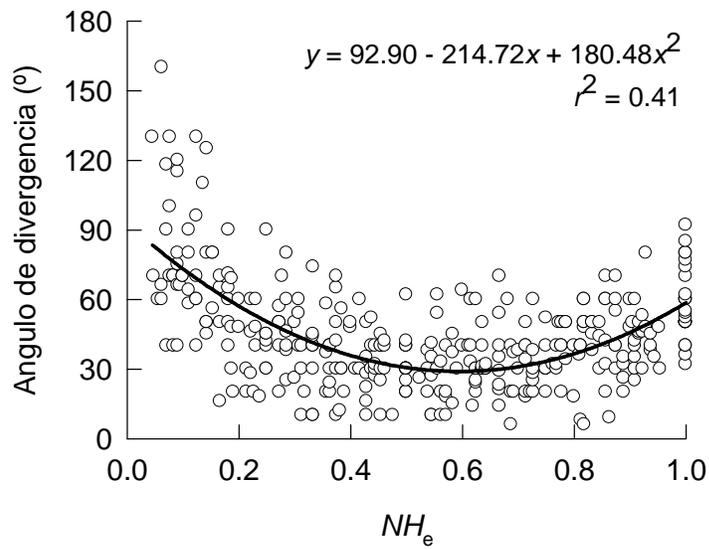


Fig. 3: Relación del ángulo de divergencia entre hojas y el número de hoja estandarizada (NH_e) de *Costus pulverulentus* en Agua Buena, Osa, Costa Rica. La significancia de la regresión esta descrita por $F_{2,363} = 116.08$, $p < 0.001$.

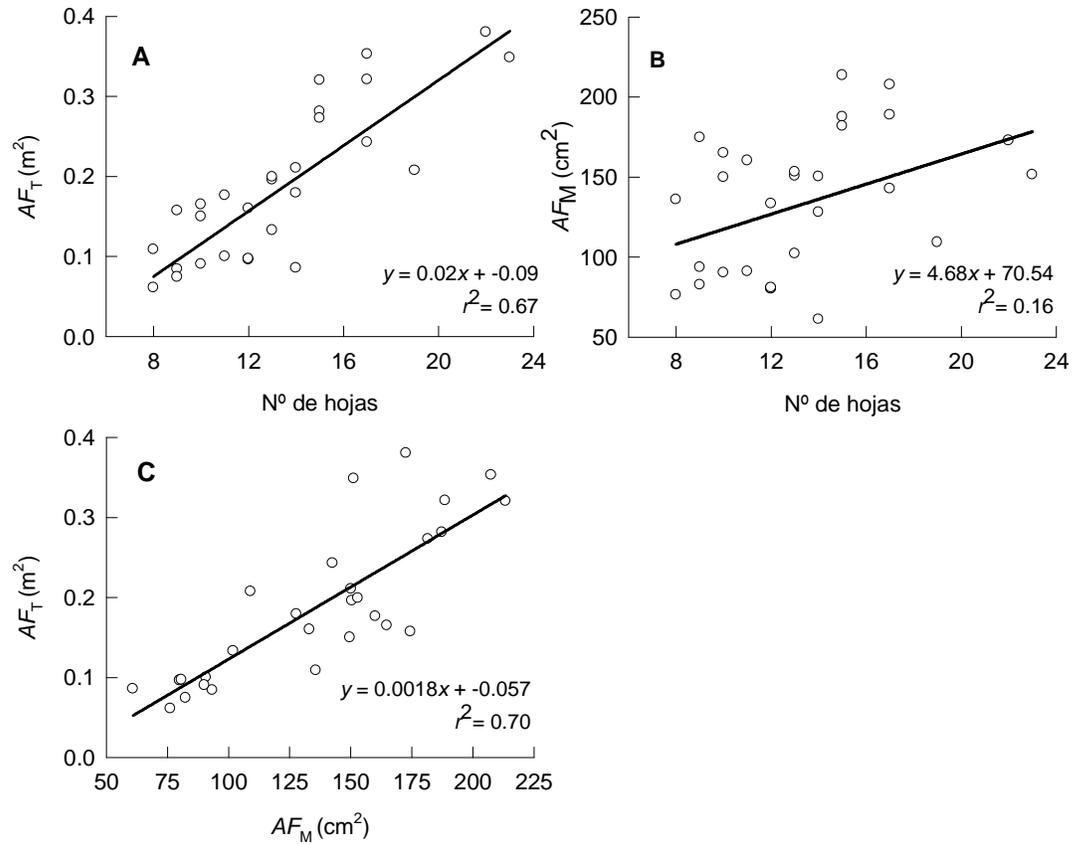


Fig. 4: Relación del área foliar total (AF_T) (A) y del área foliar media (AF_M) (B) entre el número de hojas presentes y el AF_T entre el AF_M (C) de *Costus pulverulentus* en Agua Buena de Osa, Costa Rica. La significancia de la regresión está descrita por: **A:** $F_{1,28} = 58.34$, $p < 0.001$; **B:** $F_{1,28} = 5.47$, $p = 0.02$; **C:** $F_{1,28} = 67.04$, $p < 0.001$.

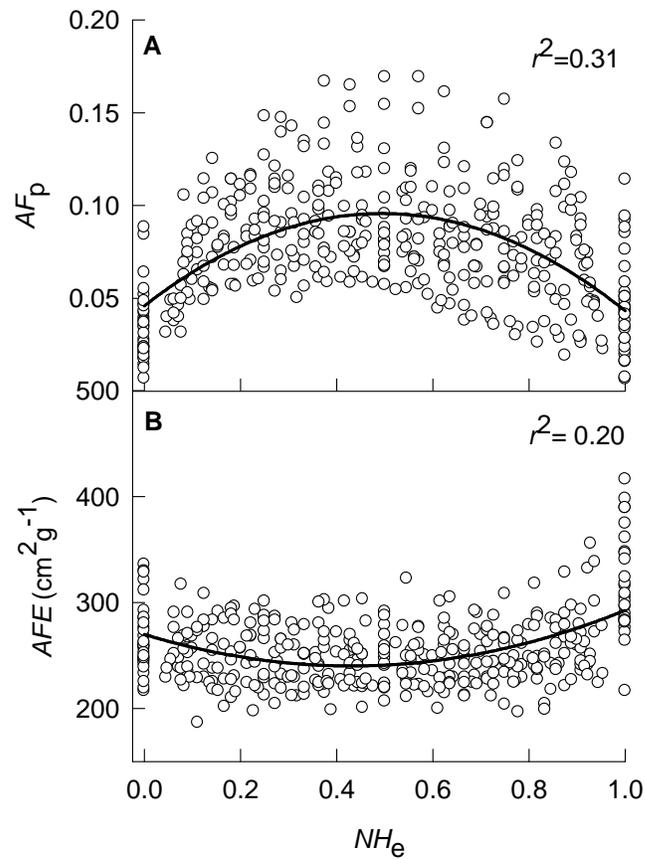


Fig. 5: Relación de la proporción del área foliar (AF_p) (A) y el área foliar específica (AFE) (B) entre el número de hojas estandarizadas (NH_e) de *Costus pulverulentus* en Agua Buena de Osa, Costa Rica. Cada punto representa el valor de cada hoja. Las ecuaciones de las curvas y sus significancias están descritas por: A: $y = 0.46 + 0.20x - 0.20x^2$, $F_{2,392} = 84.71$; $p < 0.001$, y B: $y = 270.06 - 138.51x + 161.14x^2$, $F_{2,390} = 48.73$; $p < 0.001$.

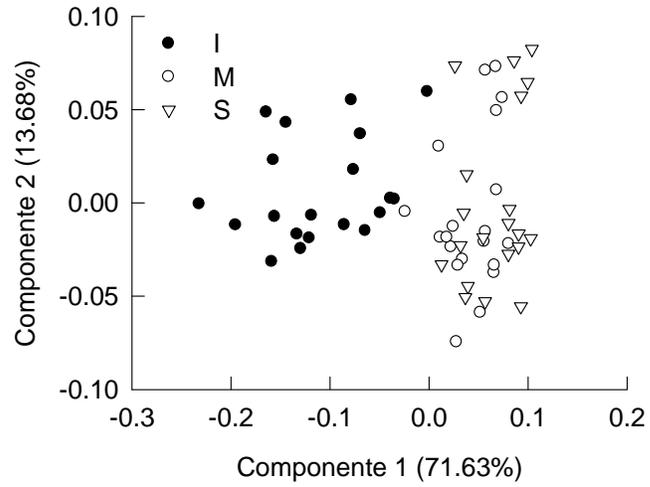


Fig. 6: Análisis de componentes principales de la transformación de *Procrustes* de la forma de las hojas inferiores (I), medias (M) y superiores (S) de *Costus pulverulentus* en Agua Buena de Osa, Costa Rica. El porcentaje refleja la variación explicada por cada componente.

Relaciones morfométricas por crecimiento ontogénico y régimen lumínico, en dos especies de árboles de bosque muy húmedo, Costa Rica

Diego Ocampo

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; ocampov.diego@gmail.com

Resumen: Las plantas tienen que tener la capacidad de adaptarse a las condiciones ambientales, siendo así, algunas tienen mayor plasticidad o capacidad para vivir en un mayor rango de condiciones ambientales. La luz es uno de los recursos que más varían y la respuesta más común son las modificaciones en la morfología foliar. Por eso, el objetivo de este trabajo es analizar los cambios morfológicos en plantas y hojas por efectos ontogénicos e incidencia de luz, en juveniles de *B. utile* y *G. meiantha*. Tomando medidas morfológicas de las plantas y las hojas se obtiene para *B. utile* que el tamaño de las hojas y el AFE difieren entre dos ambientes lumínicos, donde la gran plasticidad observada, son ajustes morfológicos adaptativos en respuesta a la luz. Se observa que *G. meiantha* difiere con respecto a *B. utile* en altura, área foliar, AFE y forma de las hojas, además de una menor plasticidad, ya que como una planta heliófila, los patrones de crecimiento tienden a diferir con respecto a zonas menos productivas.

Palabras clave: plasticidad; heliófila; esciófila; área foliar, peso específico; morfología.

Las plantas, como organismos sésiles, deben poseer la capacidad para adaptarse al entorno en el que se han dispersado. Un mosaico de condiciones ambientales determina las características fisiológicas y morfológicas de las plantas que se encuentran en cada sitio; en este caso es posible que algunas se especialicen para la supervivencia en una condición determinada o tengan la capacidad de adaptarse a ambientes con diversos componentes abióticos (Valladares *et al.* 2000). De igual forma, la variación de las condiciones ambientales a través del tiempo conlleva en una necesidad de adaptación para poder sobrevivir. La plasticidad fenotípica se define como esta capacidad de respuesta diferencial de un genotipo a diferentes ambientes, incluyendo ajustes de desarrollo, fisiológicos y reproductivos muy específicos que mejoran la función en esos ambientes (Sultan 2003).

En las selvas tropicales, la luz es uno de los recursos más variables para el crecimiento de las plantas y la supervivencia (Chapin *et al.* 1987). La radiación lumínica es un recurso muy heterogéneo, puede variar en un gradiente altitudinal donde hay una gran cantidad de luz en el dosel, hasta un mínimo en el sotobosque, donde puede llegar el 1-2% de la radiación que llega a la parte superior (Steege & Cornelissen 1989). Además, la dinámica de claros o “gaps” en el bosque permite la apertura de sitios donde la luz penetra fácilmente a estratos inferiores, siendo beneficioso para el desarrollo de las plantas (Yamamoto 2000). De igual forma, existe una gran cantidad de variaciones en la incidencia de luz a lo largo del tiempo, cambios que se dan en cuestión de minutos o de años (Engelbrecht & Herz 2001)

Las plantas tienen la capacidad de autoajustarse continuamente a la luz ambiente, ya sea por ajustes fotosintéticos (Rijkers *et al.* 2000, Baltzer & Thomas 2007) inmediatos, cambios en la arquitectura de la planta a largo plazo (Kohyama 1987) y cambios morfológicos a mediano plazo, en las hojas principalmente (Agyeman *et al.* 1999). Una de estas posibles variantes, es invertir más en tejido foliar (Dos Santos *et al.* 2006) disminuir el grosor de la hoja y por consiguiente una mayor área por unidad de peso (AFE); esto permite potenciar la asimilación de la energía solar (Poorter *et al.* 2009). Esta característica

ha sido asociada a hojas con poca incidencia de luz, ya que estas modificaciones permiten mayor captación y aprovechamiento de la energía. Sin embargo, los cambios morfológicos observados pueden ser el resultado de procesos de aclimatación (Rozendaal *et al.* 2006) o pueden ser cambios inherentes al desarrollo las especies, es decir regidos por procesos ontogénicos, que dependen en gran medida del tamaño de los individuos (Thomas & Ickes 1995, Poorter 1999). Es así como las limitaciones mecánicas impiden que una planta pequeña y con pocos recursos almacenados pueda producir y mantener estructuras proporcionalmente muy grandes.

La vida corta de las hojas, permiten que estas reflejen las condiciones ambientales existentes al momento del crecimiento de las mismas, el entorno de la luz influye en la longevidad de la hoja, las hojas en la sombra suelen tener periodos de vida más largos que las hojas de sol (Chabot & Hicks 1982). Se ha sugerido que la plasticidad en los rasgos de la hoja depende no sólo del nicho en que se desarrolla una especie, sino también en los cambios en la radiación que experimenta durante su ciclo de vida (Popma *et al.* 1992). En este caso, especies que inician el crecimiento en el sotobosque sombreado y al crecer se enfrentan a las condiciones de alta radiación, dado a que quedan expuestas al sobrepasar la cubierta forestal, deben tener una gran capacidad de respuesta plástica (Thomas & Ickes 1995). Es de esperar que estas especies tengan una mayor plasticidad, en comparación con las especies que siempre permanecen en el sotobosque o especies asociadas a altas cantidades de luz, de crecimiento y permanencia en los claros del bosque, que pueden llegar a formar parte del dosel, pero que siempre permanecieron en altas condiciones de luz (Denslow 1987, Popma *et al.* 1992).

Los árboles tropicales *Brosimum utile* (Kunth) (Moraceae) de hasta 40 metros de alto y *Goethalsia meiantha* (J. Donn. Smith) (Malvaceae) de aproximadamente 30 metros de alto, son unas de las especies que se observan fácilmente en el dosel de los bosque húmedos en el Pacífico sur de Costa Rica. *B. utile* tiene una gran capacidad de supervivencia en ambientes menos favorables, donde tiene una gran capacidad de adaptarse a condiciones lumínicas bajas (Strauss-DeBenedetti & Berlyn 1994). Condición que carece *G. meiantha*, con características heliófilas, la cual es predominante en regiones de crecimiento secundario o claros con alta incidencia de luz para poder desarrollarse. A pesar de que las diferencias filogenéticas dificultan las comparaciones entre las dos especies, ya que es obvio que los procesos evolutivos y las presiones selectivas a las que se encuentran sometidas estas especies son significativamente distintas. Es posible realizar una descripción de las características morfológicas y las dinámicas de cambios ontogénicos.

En este trabajo se hace una descripción morfológica de las plantas juveniles de *B. utile*, comparando algunas características de individuos en dos ambientes lumínicos y a lo largo de un gradiente de crecimiento ontogénico. Al mismo tiempo se realizan las mismas comparaciones con una muestra equivalente de *G. meiantha* vs *B. utile*, ambas muestras bajo las mismas condiciones ambientales. Esto con el fin de averiguar, cómo varía la respuesta plástica a la luz, en especies que ocurren en distintas condiciones de luz y a lo largo de su vida, con respecto a algunas variables morfológicas. Estas variables son: la masa foliar por unidad de superficie, el área foliar, forma de las hojas, la altura de la planta, el diámetro a la altura de la base. Y si estas relaciones se dan de forma similar entre especies esciófilas y heliófilas bajo las mismas condiciones ambientales.

Se espera que el diámetro, la altura y el tamaño de las hojas estén correlacionados positivamente, troncos más gruesos, conlleva plantas más altas y hojas más grandes. Además, se espera una reducción en el AFE, al mejorar las condiciones de luz, si en los bosques tropicales, la luz varía en un gradiente altitudinal, es de esperar que plantas más altas tengan hojas con menores valores de AFE. Por otra parte, se espera una relación largo/ancho constante durante el desarrollo. En cuanto *G. meiantha* es posible esperar cambios similares durante el desarrollo, pero debido a su amplia diferencia taxonómica y evolutiva, no se sabe como variarían estas características respecto a *B. utile*. Por ser una planta relacionada a los claros de bosque o heliófila, que solo vive en condiciones favorables de luz, es de esperar menores valores relativos del AFE. Sin embargo, al ser *G. meiantha* una planta que pasa todo su desarrollo en condiciones de luz, contrario a *B. utile* que se puede desarrollar en sombra y pasar por varios estratos desde el sotobosque al dosel, es de esperar que esta última muestre una mayor plasticidad en las características morfológicas de las hojas.

Materiales y Métodos

El trabajo se llevo a cabo durante cinco días, a finales del mes de enero del 2012, en las cercanías de la estación Neotrópica, ubicada en Agua Buena de Rincón de Osa, Puntarenas, (8° 41' N; 83° 31' W, aprox. 200 msnm). El sitio se encuentra en la zona de vida del Bosque muy Húmedo Tropical según el sistema de Holdridge (1987). La precipitación tiene un ámbito muy amplio que va desde 4000 a 5000 mm como promedio anual y presenta un período seco bien definido que tiene una duración muy variable (de 0 a 5 meses) entre diciembre y abril. La temperatura promedio anual varía entre 25 y 27 °C, ambos con datos entre 1989 y 2010 (Instituto Meteorológico Nacional 2010). Esta región al paso del tiempo ha sufrido la deforestación y explotación de sus bosques por uso residencial y la explotación de los bosques así como la posterior regeneración y protección de algunas áreas (Barrantes& Lobo 2005).

Se utilizaron plantas de *B. utile* y *G. meiantha*, las cuales fueron muestreadas en dos ambientes: un área de crecimiento secundario joven con gran cantidad de claros denominado sol y un bosque maduro, bien estratificado con una cobertura de dosel muy marcada, lo que disminuye la entrada de luz hasta el sotobosque del mismo denominado sombra. Se recolectaron tres hojas por planta buscando que estas se encontraran en el mejor estado posible, sin herbivoría ni daños mecánicos. Las hojas se numeraban de menor a mayor según su posición en la planta, siendo la hoja uno las más antigua y la tres las más joven, no se utilizaron las tres hojas más cercanas al meristema apical. A todas las plantas se les midió el diámetro a la altura de la base, tomando la medida con un calibrador a cinco centímetros del suelo y la altura máxima de la planta, esto con una cinta métrica; solamente se utilizaron plantas entre 30 cm y 6 m de altura. Posteriormente las hojas recolectadas fueron pesadas en una balanza digital (0.01 gramos de error) y fotografiadas junto a una escala en milímetros, con una cámara Nikon coolpix p-500. Las imágenes se analizaron, con el programa ImageJ versión 1.44o (NIH; <http://rsb.info.nih.gov/ij>). A cada hoja se le midió el largo total (cm), el ancho máximo (cm) y el área total en cm² (Fig. 1).

En total se analizaron 180 hojas pertenecientes a 60 plantas, 20 de *G. meiantha* y 20 de *B. utile* ubicadas en el área de sol y 20 plantas de *B. utile* del ambiente de sombra. Los promedios de los datos se presentan con la desviación estandar como medida de variabilidad. Para realizar las relaciones entre los dos ambientes de la especie *B. utile*, se

comparó la altura de las plantas con respecto al diámetro en la base. De igual forma se analizó la relación entre la altura de la planta con el área de las hojas. También, se analizó el peso específico según la altura y el ambiente de las hojas en relación al área, para ver cómo varía este entre los estratos altitudinales y las condiciones lumínicas ya que la altura tendrá mayor influencia en la cantidad de luz que le llegue a las hojas y por ende en su morfología. Por último, el área de las hojas se comparó contra la forma general de la hoja, esto mediante una relación del largo (cm) entre el ancho (cm) de la lámina, para ver cómo cambia la forma según el tamaño y el ambiente de las hojas. Además, se realizaron todas las mismas regresiones pero contrastando las dos especies, *B. utile* y *G. meiantha*, ambas ubicadas en los sitios de bosque secundario (soleado) para observar las relaciones entre las pendientes de las regresiones y determinar si hay diferencias entre ambas especies, en este caso los análisis para el área foliar y el AFE se utilizan los valores estandarizados. Todas las regresiones y análisis estadísticos fueron realizados con el paquete estadístico R versión 2.13.2 (<http://www.r-project.org/>).

Resultados

Al analizar las 20 plantas de *B. utile* que se encontraban en el ambiente de sombra, se obtiene que un promedio de altura de 159.25 ± 107.09 cm y un diámetro de 1.4 ± 0.83 cm, de las 60 hojas analizadas se obtiene un área promedio de 173.07 ± 82.53 cm² y un AFE de 71.66 ± 5.96 cm²/g. Por otra parte, las plantas del ambiente de sol, presentan que un promedio de altura de 135.5 ± 69.68 cm y un diámetro de 1.35 ± 0.63 cm). Sus hojas muestran un área promedio de 246.93 ± 97.46 cm² y un AFE de 64.37 ± 6.59 cm²/g. Las plantas de *G. meiantha* presentaron una altura promedio de 205 ± 149.69 cm y un diámetro promedio de 2.19 ± 1.59 cm y de las hojas se observa un área promedio de 78.81 ± 36.44 cm² y un AFE de 119.45 ± 12.72 cm²/g.

Al hacer comparaciones entre las plantas de *B. utile* que crecieron en los dos ambientes, es posible observar que la altura de las plantas aumenta en relación al diámetro (Cuadro 1, Fig. 2). En esta misma especie, entre más alta sea la planta las hojas también tendrán mayor área (Cuadro 1, Fig. 3, donde hay un efecto por el sitio de crecimiento, hojas más grandes en sitios soleados, además en este sitio la tasa de crecimiento es mayor (Cuadro 1, Fig. 3). Al analizar el área foliar específica (AFE), se observa que plantas más altas tienen menor AFE, el AFE es mayor en plantas que se encuentran a la sombra, pero la tasa de cambio es mayor en plantas que se encuentran en el sol (Cuadro 1, Fig. 4). Por otra parte, se calculó la forma de las hojas haciendo una relación entre el largo y el ancho de las mismas y es posible observar que a mayor área, las hojas tienden a volverse relativamente más anchas sin importar el sitio (Cuadro 1, Fig. 5).

Al comparar, las relaciones presentes en plantas de un ambiente con mayor cantidad de luz entre *B. utile* y *G. meiantha* (Cuadro 2), se obtuvo que la tasa de crecimiento de la altura respecto al diámetro es mayor en *G. meiantha* (Fig. 6). Las hojas de *B. utile* son más grandes y crecen a la misma velocidad (Cuadro 2, Fig. 7), Al reanalizar los datos con la variable área foliar estandarizada, se observa que *B. utile* tiene un cambio más drástico respecto al tiempo (Cuadro 2, Fig. 8). También, el AFE es mucho mayor en *G. meiantha* y en ambos casos tiende a disminuir con la altura (Cuadro 2, Fig. 9) además, se puede ver como en ambos casos si se aumenta el tamaño de las hojas, estas se vuelven relativamente más anchas (Cuadro 2, Fig. 10).

Discusión

La evolución de las plantas en un entorno heterogéneo conduce a una de dos alternativas, estas se pueden especializar a una fracción de la heterogeneidad ambiental, o una adaptación generalizada a una amplia gama de entornos (Bazzaz 1996 en Valladares *et al* 2000). Esta parece ser la primera diferencia apreciable entre las dos especies, donde resalta el hecho de que es posible encontrar *B. utile* en los dos ambientes lumínicos, pero *G. meiantha* se encuentra condicionado a zonas con mayor incidencia de luz, como lo descrito anteriormente. A pesar de que las especies forman parte de un gradiente de necesidades de luz, se han establecido algunas clasificaciones, plantas esciófilas o tolerantes a la sombra y plantas heliófilas, que requieren de claros para su regeneración (Popma & Bongers 1988).

Como era de esperar, existe una relación positiva entre el diámetro y la altura. La notable diferencia existente entre las muestras de *B. utile* de ambos ambientes, hace pensar que los individuos establecidos en zonas de sombra dedican más biomasa al crecimiento longitudinal, desarrollando troncos más altos para ganar altura y tener acceso a mejores condiciones de luz, reduciendo la inversión en el crecimiento secundario (Fig. 2). Se ha observado un crecimiento diferencial, donde la planta suministra energía y material para sustentar el recurso más limitado, hojas en el caso de sitios con poca luz (Poorter & De Jong 1999). Además de una mayor tasa de crecimiento relativo en sitios de alta productividad (Chapin *et al.* 1993). En este caso es importante tomar estos datos en un diseño de mediciones repetidas para observar como varía la altura y el diámetro a través del tiempo y ver si es que las plantas en sol se hacen más gruesas o las de sombra tienden a ser más altas. Por otra parte las diferencias entre *G. meiantha* y *B. utile* pueden ser un simple resultado de las diferencias inherentes a los procesos evolutivos que han sufrido ambas especies (Fig. 6). Sin embargo, se ha observado una tendencia de las plantas “heliófilas”, a desarrollarse a mayor velocidad, dado que la luz en los claros en el bosque son un recurso efímero que se va mermado una vez que las plantas pioneras empiezan a crecer. Por esta misma razón las tasas de crecimiento tienden a disminuir en las subsecuentes especies de la sucesión ecológica (Rozendaal *et al.* 2006). Por lo tanto, es importante ampliar la muestra con otras especies con necesidades similares de luz, para observar si esta tendencia es un patrón.

Especies típicas de los claros de bosque por lo general presentan altas tasas de crecimiento y una alta tasa de recambio de las hojas, mientras que las del sotobosque tienen tasas bajas de crecimiento de exhibición y la rotación de la hoja lenta (Ellsworth & Reich 1992). En sitios no muy favorables, las plantas deben pagar los costos de construcción de tejidos a través de las lentas tasas de reemplazo de las hojas y de los largos tiempos de permanencia de los recursos clave como el nitrógeno y el carbono (Sterck *et al.* 2006). Aquí, el bajo recambio aumenta la supervivencia de una planta, de no ser así, se quedaría sin los nutrientes necesarios. Pero esta estrategia de uso limitado de los recursos, se produce a expensas de una tasa de crecimiento reducida (Sterck *et al.* 2006).

El tamaño de la hoja en relación a la altura es otra variable que se rige bajo los mismos principios de crecimiento diferencial, a mayor altura la planta cuenta con la estructura mecánica y los compuestos necesarios para producir hojas más grandes (Fig. 3). Este resulta en un beneficio ya que hojas más grandes facilitan la captación de luz. Sin embargo, llega un punto donde la curva de crecimiento se estabiliza e incluso puede llegar a descender, esta limitación del crecimiento se da porque hojas muy grandes pueden llegar a

tener problemas de evapotranspiración (Thomas & Ickes 1995). No es posible observar esta tendencia de estabilización ya que la muestra solo contempla individuos juveniles. Por otra parte, la mayor disposición de luz en el sitio soleado favorece la presencia de hojas relativamente más grandes, ya que así pueden aprovechar mayor cantidad del recurso lumínico, la lámina tiende a ser lo más amplia posible sin afectar los procesos vitales de la hoja (Tsukaya 2005). Las hojas mantienen la misma tendencia de crecimiento respecto a la altura en a la pendiente, sin embargo se observa que *B. utile* presenta hojas más grandes, lo que parece ser por un efecto taxonómico por la alta divergencia entre las especies (Fig. 7). Al realizar la comparación de las pendientes del AFE estandarizado se observan diferencias entre las especies (Fig. 8), esto parece mostrar que *B. utile* presenta mayor plasticidad en este rasgo que *G. meiantha*.

El ajuste de las características de la hoja probablemente es la forma más eficiente de la planta para adaptarse a la luz ambiental. Es de esperar que hojas de sol y sombra varíen en una serie de características fisiológicas y morfológicas. Las plantas de sombra tienen mayores valores del AFE que las equivalentes de sol (Fig. 4). Las hojas de sombra deben aumentar la eficiencia de captura de luz con mayor área en relación al peso de la hoja (Lambers *et al.* 2008), esto sumado a una mayor concentración de clorofila en los tejidos, conduce a una captura de luz similar a las hojas de sol con una menor inversión de biomasa. (Poorter *et al.* 1995). Sumado a esto, al aumentar en altura la planta debe hacer una inversión desproporcionada en tejido de soporte (peciolo, ramas, etc.) y como consecuencia hay una reducción de la cantidad de masa relativa en la hoja (Anten & Hirose 1999). En esta muestra, también se puede observar una tendencia de reducir el AFE conforme se aumenta la altura, en todos los casos (Figura 4 y 8). Esto es posible al reducir sus costos de respiración a través de un menor contenido de N en función de la superficie (Rosati *et al.* 2000) lo cual resulta muy interesante para confirmar en futuras investigaciones con estas especies.

Se obtuvo una tendencia a cambiar la forma de la lámina foliar, en ambas especies y ambientes lumínicos, las hojas se vuelven relativamente más anchas al aumentar su tamaño, sin importar la especie (Figs. 5 y 9). Esto se puede analizar como un desarrollo en la planta, al pasar de hojas juveniles a hojas adultas en una planta de desarrollo homoblástico, similar a los patrones observados en la planta de desarrollo heteroblástico, *Cucurbita argyrosperma* (Jones 1995). Sin embargo, estos patrones de desarrollo homoblástico donde se dan una serie de cambios graduales entre las hojas sucesivas no es fácilmente relacionable con factores internos de la planta o factores ecológicos externos (Gray & Gray 1987). De igual forma, la disminución de los valores de la razón área/perímetro, conlleva a una superficie más eficaz para la absorción de la radiación sin mayores costos estructurales, como soporte mecánico (Buisson & Lee 1993), hojas proporcionalmente menos costosas (Niklas 1989).

Por lo tanto, tanto *B. utile* como *G. meiantha*, responden a patrones anteriormente observados como plantas tolerante a la sombra y de aéreas abiertas, respectivamente. La altura, el tamaño de las hojas y el AFE difieren significativamente entre dos ambientes lumínicos, siendo estas variantes ajustes morfológicos que le permiten a *B. utile* adaptarse a variedad de ambientes, facilitado por su gran plasticidad fenotípica. Por otro lado, *G. meiantha* también responde a patrones antes estudiados, como una planta heliófila se encuentra limitada a sitios con mayor recurso lumínico, en el cual los patrones de

crecimiento tienden a diferir con respecto a zonas menos productivas. A pesar de observar estas relaciones entre ambas especies no es posible sacar conclusiones a nivel general, por lo que se recomienda para futuras investigaciones ampliar tanto el tamaño de muestra como el número de especies estudiadas, además de hacer estudios a lo largo de los procesos ontogénicos para observar cómo cambian estas relaciones de crecimiento entre especies y ambientes a lo largo del desarrollo.

Agradecimientos

Principalmente a Eduardo Chacón y Jorge Lobo, por las discusiones durante el diseño del trabajo, las ideas y el análisis crítico durante el desarrollo del mismo.

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: 815-827.
- Anten, N. P. R. & T. Hirose. 2000. Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. *Journal of Ecology* 87: 583-597.
- Baltzer J. F. & S. C. Thomas. 2007. Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. *Journal of Ecology* 95: 1208–1221.
- Barrantes, G. & J. Lobo. 2005. Protección de áreas silvestres en el bosque lluvioso del Pacífico húmedo de Costa Rica. pp 239-252 In: Bolaños, F. & J. Lobo. (ed). *Historia Natural de Golfito*. INBio. Costa Rica
- Buisson, D. & D. W. Lee. 1993. The developmental responses of papaya leaves to simulated canopy shade. *American Journal of Botany* 80: 947-952.
- Chabot, B. F. & D. J. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.
- Chapin, F. S., K. Autumn & F. Pugnaire. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 142: S78-S92.
- Chapin, F. S., A. J. Bloom, C. B. Field & R. H. Waring. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience* 37: 49-57.
- 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*. 49:171-182.
- Engelbrecht B. & H. Herz. 2001. Evaluation of different methods to estimate understorey light condition in tropical forest. *Journal of Tropical Ecology*. 17:207-224
- Ellsworth, D. S. & P. B. Reich. 1992. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Functional Ecology* 6: 423-435.
- Gray, E. & R. E. Gray. 1987. Leaf lobation patterns in mulberry. *Castanea* 52: 216-224.

- Holdridge, L. R. 1987. Life Zone Ecology. Revised edition. San Jose, Costa Rica: Tropical Science Center
- Instituto Meteorológico Nacional. 2010. Datos climáticos, Golfito. Disponible en: <http://www.imn.ac.cr/IMN/MainAdmin.aspx?EVENTTARGET=ClimaCiudad&CIUDAD=13>. Accedido el: 16 mayo 2012.
- Jones, C. S. 1995. Does shade prolong juvenile development? A morphological analysis of leaf shape changes in *Cucurbita argyrosperma* subsp. *Sororia* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany* 82: 346-359.
- Kohyama, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* 1: 399-404.
- Lambers H., T.L.Pons & F.S.Chapin 2008. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York, EEUU, 2ed. 672p.
- Niklas, K. J. 1989. The effect of leaf-lobing on the interception of direct solar radiation. *Oecologia* 80: 59-64.
- Poorter, H. & R. De Jong. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* 143: 163-176.
- Poorter, H., Ü. Niinemets, L. Poorter, I. J. Wright & R. Villar. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182: 565-588.
- Poorter, L. S. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410.
- Poorter, L., S. F. Oberbauer & D. B. Clark. 1995. Leaf optical properties along a vertical gradient in a tropical rain forest canopy in Costa Rica. *American Journal of Botany* 82: 1257-1263.
- Popma, J. & F. Bongers. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* 75: 625-632.
- Popma, J., F. Bongers & M. J. A. Werger. 1992. Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. *Oikos* 63: 207-214.
- Rijkers, T., T. L. Pons & F. Bongers. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology* 14: 77-86.
- Rosati, A., K. R. Day & T. M. DeJong. 2000. Distribution of leaf mass per unit area and leaf nitrogen concentration determine partitioning of leaf nitrogen within tree canopies. *Tree Physiology* 20: 271-276.
- Rozendaal, D. M. A., V. H. Hurtado & L. Poorter. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20: 207-216.

- Sultan, S. E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development* 5: 25–33.
- Steege, H. & J. H. C. Cornelissen. 1989. Distribution and Ecology of Vascular Epiphytes in Lowland Rain Forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331-339.
- Sterck, J. F., L. Poorter & F. Schieving. 2006. Leaf Traits Determine the Growth-Survival Trade-Off across Rain Forest Tree Species. *The American Naturalist* 167: 758-765.
- Strauss-Debenedetti, S. & G. P. Berlyn. 1994. Leaf Anatomical Responses to Light in Five Tropical Moraceae of Different Successional Status. *American Journal of Botany* 81: 1582-1591.
- Thomas, S. C. & K. Ickes. 1995. Ontogenetic Changes in Leaf Size in Malaysian Rain Forest Trees. *Biotropica* 27: 427-434.
- Tsukaya, H. 2005. Leaf shape: genetic controls and environmental factors. *International Journal of Developmental Biology* 49: 547-555.
- Valladares, F. S., J. Wright, E. Lasso, K. Kitajima & R. W. Pearcy. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology* 81: 1925-1936.
- Yamamoto, S. I. 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research*. 5:223-229

Cuadros y Figuras

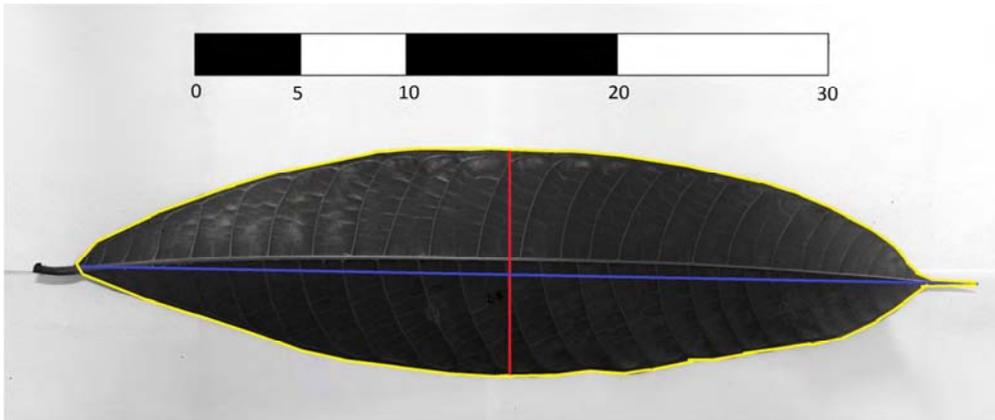


Fig. 1: Medidas tomadas en hojas de *Brosimum utile* y *Goethalsia meiantha*: ancho máximo (cm) rojo; largo total (cm) azul; área foliar (cm²) amarillo.

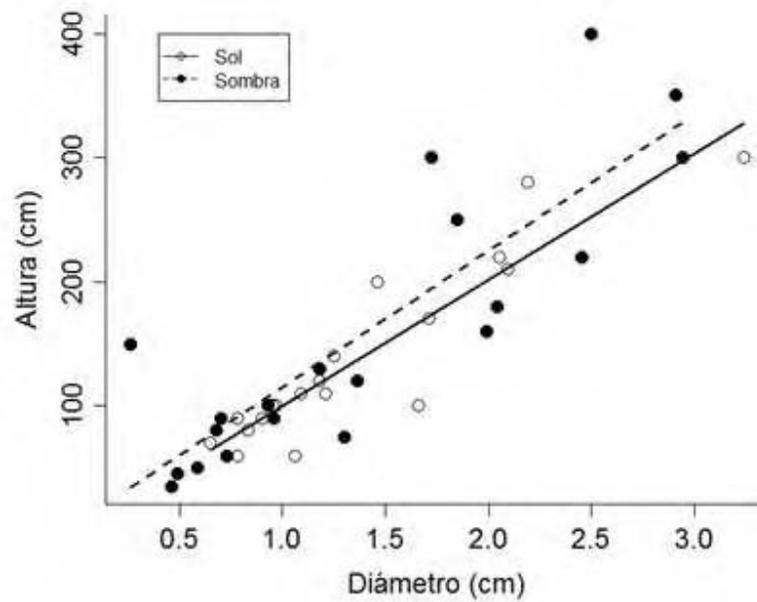


Fig. 2: Relación del diámetro a la altura de la base y la altura de plantas de *Brosimum utile* en dos ambientes lumínicos; sol, $y = 101.56x - 1.708$; sombra, $y = 110.053x + 4.955$.

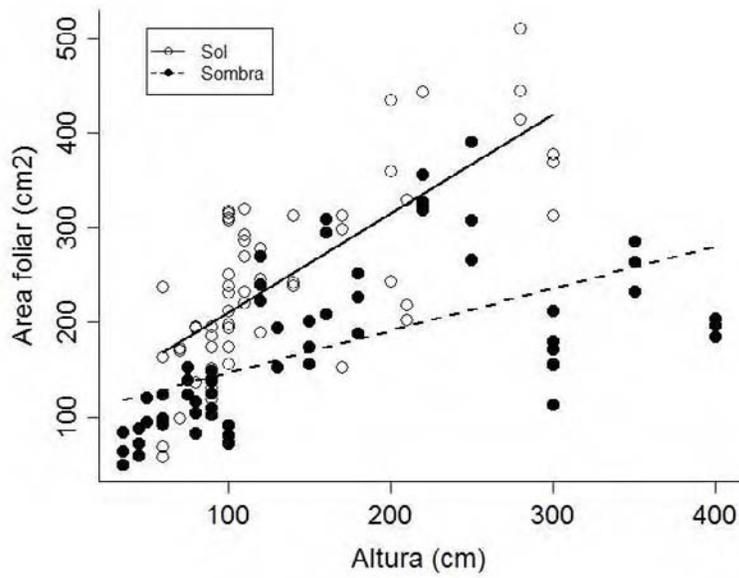


Fig. 3: Relación de la altura de la de la planta y el área foliar de *Brosimum utile* en dos ambientes lumínicos; sol, $y = 1.0485x + 104.8618$; sombra, $y = 0.4452x + 102.1722$.

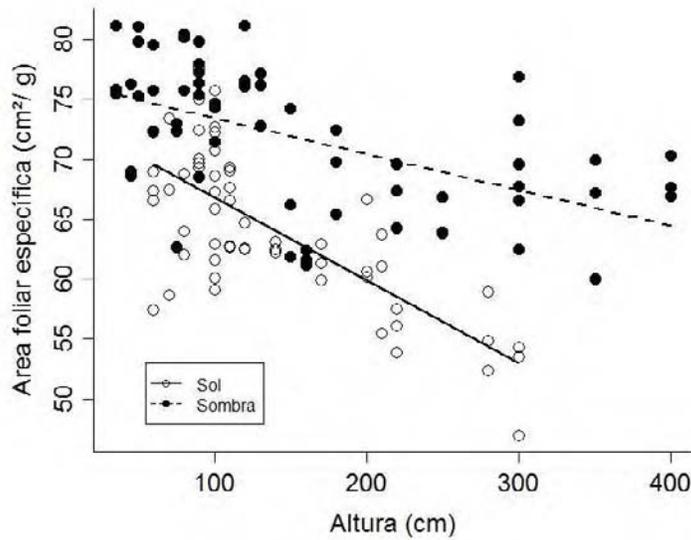


Fig. 4: Relación de la altura de la de la planta y el área foliar específica de *Brosimum utile* en dos ambientes lumínicos; sol, $y = -0.06918x + 73.75347$; sombra, $y = -0.030030x + 76.446377$.

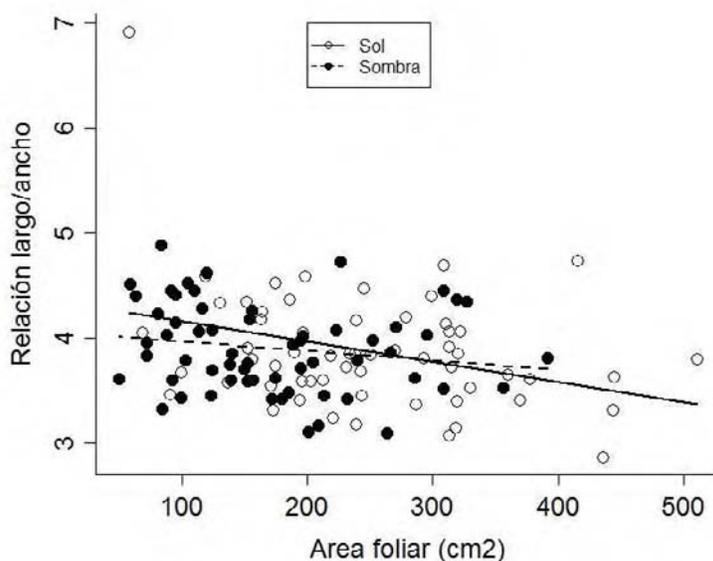


Fig. 5: Relación entre el área foliar y la relación largo/ancho de las hojas de *Brosimum utile* en dos ambientes lumínicos; sol, $y = -0.0019330x + 4.3563186$; sombra, $y = -0.0008857x + 4.0536224$.

Cuadro 1. Parámetros de los análisis de covarianza entre dos ambientes lumínicos de crecimiento (claro y sombra) en plantas de *Brosimum utile*

		Df	SS	F	p
Altura	Diámetro	1	247682	118.389	<0.001*
	Ambiente	1	3343	1.598	0.214
	Diám* Amb	1	359	0.171	0.681
Área foliar	Altura	1	307558	69.508	<0.001*
	Ambiente	1	231969	231969	<0.001*
	Alt* Amb	1	73264	73264	<0.001*
Área foliar específica	Altura	1	1246.32	53.868	<0.001*
	Ambiente	1	2018.45	87.241	<0.001*
	Alt* Amb	1	308.49	13.334	<0.001*
Relación largo/ancho	Área foliar	1	1.9628	8.182	0.005*
	Ambiente	1	0.2037	0.849	0.358
	Ar Fol* Amb	1	0.2567	1.070	0.303

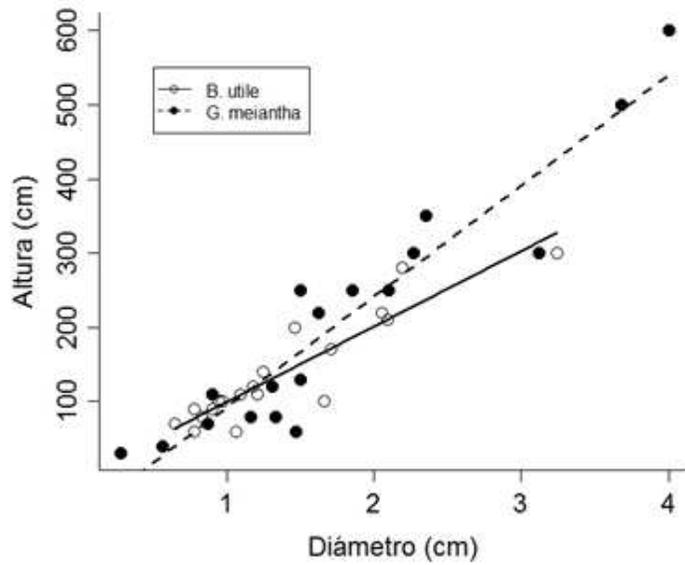


Fig. 6: Relación del diámetro a la altura de la base y la altura de plantas, entre plantas de *Brosimum utile* ($y = 101.56x - 1.708$) y *Goethalsia meiantha* ($y = 149.54x - 56.997$).

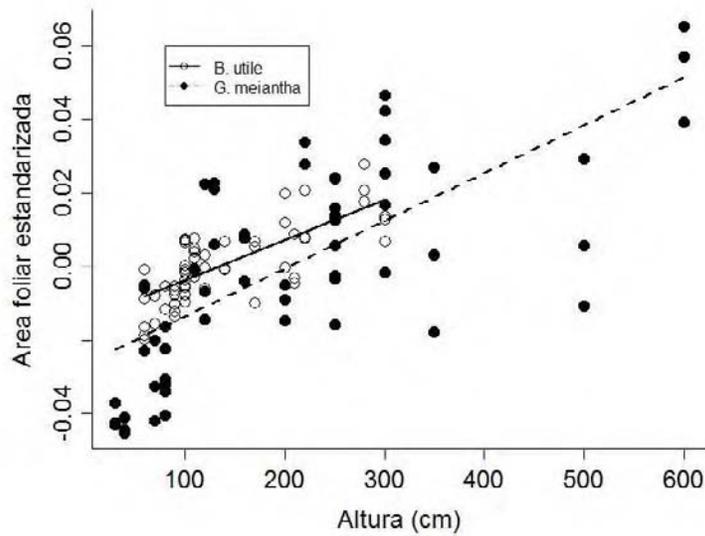


Fig. 7: Relación de la altura de la de la planta y el área foliar estandarizada entre plantas de *Brosimum utile* ($y = 0.0001104x + -0.0149562$) y *Goethalsia meiantha* ($y = 1.301e-04x + -2.667e-02$).

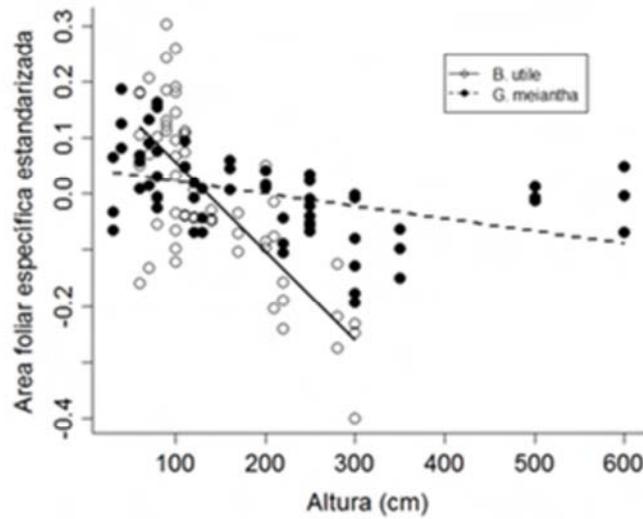


Fig. 8: Relación de la altura de la de la planta y el área foliar específica estandarizada entre plantas de *Brosimum utile* ($y = -0.001589 + 0.215301x$) y *Goethalsia meiantha* ($y = -2.256e-04 + 4.624e-02x$).

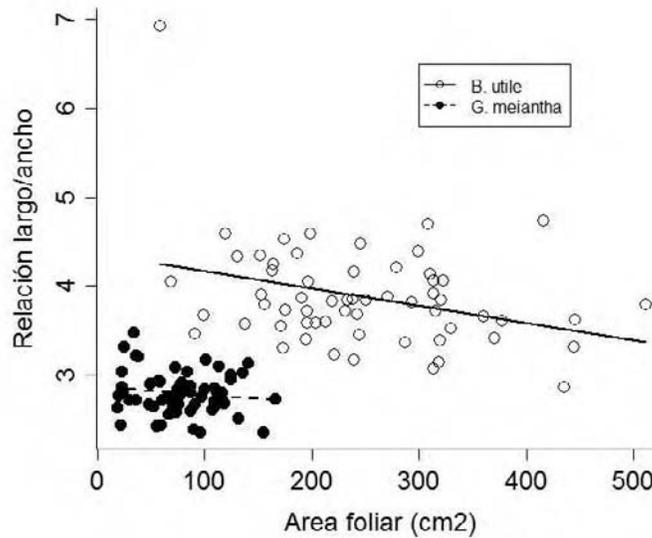


Fig. 9: Relación entre el área foliar y la relación largo/ancho de las hojas entre plantas de *Brosimum utile* ($y = -0.0019330x + 4.3563186$) y *Goethalsia meiantha* ($y = -0.00085x + 2.86790$).

Cuadro 2. Parámetros de los análisis de covarianza entre las plantas de *Brosimum utile* y *Goethalsia meiantha*, en una zona soleada.

		df	SS	F	p
Altura	Diámetro	1	505388	270.754	<0.001*
	Especie	1	2211	1.184	0.284
	Diám* Esp	1	12434	6.661	0.014*
Área foliar estandarizada	Altura	1	0.023	110.793	<0.001*
	Especie	1	0.002	9.981	0.002*
	Alt* Esp	1	<0.001	0.429	0.513
Área foliar específica estandarizada	Altura	1	0.323	40.416	<0.001*
	Especie	1	0.029	3.641	0.058
	Alt* Esp	1	0.437	54.638	<0.001*
Relación largo/ancho	Área foliar	1	12.374	67.906	<0.001*
	Especie	1	24.594	134.966	<0.001*
	Ar Fol* Esp	1	0.080	0.4378	0.509

Variaciones en la densidad y morfología de venas en la planta *Conostegia subcrustulata* (Melastomataceae) provocadas por ambientes de luz y sombra¹

Esteban Brenes-Mora

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; ebrenes18@gmail.com

Resumen: La venación foliar es uno de los caracteres más plásticos de las hojas y es de suma importancia para el funcionamiento del metabolismo de la planta. La densidad y patrón de venas se ve afectado por distintos factores ambientales. En este estudio analicé el efecto de dos ambientes lumínicos (luz y sombra) sobre la densidad de venas y el patrón que estas presentan. Para cumplir con el objetivo medí área foliar, forma del peciolo (Vermes) y densidad de venas en hojas de *C. subcrustulata*; además analice el patrón de venas secundarias y la forma de la lamina de hojas. Encontré diferencias en la forma del peciolo, área foliar y densidad de venas entre los ambientes. No encontré ninguna relación entre el tamaño de la hoja y la densidad de las venas. El patrón de venas secundarias parece variar entre los ambientes, no así la forma de la lámina.

Palabras clave: plasticidad, venación, *Procrustes*, alometría foliar, Península de Osa

La hojas de las plantas son uno de los órganos más plásticos y más variables ante estímulos ambientales, la plasticidad se ve reflejada en su crecimiento, morfología, anatomía e inclusive en su fisiología (Rodrigues *et al.* 2000). Se ha encontrado que para algunas especies el fenotipo responde al ambiente por condiciones específicas como la altitud (Korner 1989), disponibilidad de nutrientes (Jurik *et al.* 1982), humedad (Witkowski & Lamont 1991), temperatura (Ku & Hunt 1973) y en muchos estudios se ha demostrado el efecto de la condición lumínica (Nobel *et al.* 1975; Sims & Pearcy 1992; Upadhyaya & Furness 1994). Pese a que hay una amplia selección de trabajos que tratan los efectos de la luz y la sombra sobre cambios morfológicos en las láminas hojas, estos principalmente están enfocados en el área foliar, pubescencias, grosor y masa (Rodrigues *et al.* 2000), siendo menos explorados otros elementos como lo es la venación foliar.

La venación de una hoja funciona tanto para el transporte de líquidos y nutrientes así como soporte para esta (Uhl & Mosbrugger 1999). Se sabe que los patrones y la densidad de las venas son caracteres variables de manera ontogénica y son afectados evolutivamente por características ambientales y varían por familia o especie (Ackerly & Donoghue 1998). En estudios realizados anteriormente se encontró que la edad de la hoja, el tamaño, la cantidad de agua disponible y la intensidad lumínica parecen afectar a la densidad de venas; sin embargo el patrón no es generalizable ya que varía por especies y aún dentro de estas (Herbig & Kull 1991, Uhl & Mosbrugger 1999).

Para especies generalistas y con un amplio rango de hábitat la plasticidad se vuelve más importante que para otras más especialistas. La familia de plantas Melastomataceae que se caracteriza por ser una de las más diversas en el neotrópico, tiene una venación característica que se mantiene entre las distintas especies y su versatilidad le permite tener representantes tanto en ambientes primarios como en ambientes sumamente alterados y con condiciones de luz o sombra muy distintas. Esta capacidad de adaptarse a varios ambientes se ve también dentro de una misma especie, donde se han encontrado especies que se

¹ Este trabajo se presenta tal y como el estudiante lo presentó en la primera versión debido a que nunca presentó una corrección de la revisión.

encuentran tanto en el interior del bosque como en potreros o pastizales. (Rodríguez *et al.* 2000)

Con esta investigación pretendo determinar si las condiciones de sol o sombra tienen un efecto en el área foliar, forma del peciolo y la densidad de venas y en la relación alométrica de estas; además de determinar si estas variables afectan el patrón morfológico de venas secundarias de *Conostegia subcrustulata*. Al ser las hojas un órgano tan plástico y al ser esta especie bastante generalista espero encontrar diferencias en cuanto a el área, forma del peciolo, y la densidad de venas entre los ambientes. Para el área espero que sea mayor en hojas que crecen en sombra ya que se busca optimizar al máximo la captura de luz (Reich *et al.* 2004).; la forma del peciolo espero largo que sea proporcionalmente más gruesos en sol; y para la densidad de venas foliares que sea mayor en las plantas de sol donde la evaporación y el estrés hídrico se supone que es mayor (Kanechi *et al.* 1995). Por esta misma razón espero una alometría más positiva para las hojas de sol con respecto a las de sombra. Para la forma espero encontrar algún acomodo distinto en las venas secundarias entre sol y sombra, esto suponiendo a que las venas entre ambientes soportan masas distintas.

Materiales y Métodos

El estudio lo llevé a cabo del 22 de enero al 28 de enero del 2012, durante la estación seca en el Pacífico Sur de Costa Rica. El sitio de estudio fue en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica (8°41'58.21'' N y 83°30'48.54'' O, a 80msnm); el sitio específico de muestreo en general presenta características de un Bosque Tropical Húmedo Premontano (Holdrige 1957), principalmente en estado de regeneración posterior a un uso forestal y agrícola. Consistía de un potrero en regeneración aledaño a un remanente bosque en estado de regeneración.

Especie de estudio— trabajé con *Conostegia subcrustulata* que es una especie común en áreas de regeneración y abiertas pero que también es posible encontrar en espacios de bosque secundario y con cobertura boscosa más densa. Se encuentra en zonas bajas e intermedias a lo largo del Bosque Tropical Húmedo y Premontano. Se considera una importante especie en la regeneración de zonas de uso agrícola (Cusack y Montagnini 2004); sus frutos son fuente de alimento para muchas aves (Loiselle 1990).

Definé dos ambientes lumínicos según la cobertura de vegetación presente y la incidencia lumínica del lugar y los categoricé en: luz y sombra. Busque plantas que compartieran características de suelo similares, sin cambios bruscos en la forma del suelo y pendiente; estas fueron determinadas a simple vista. Los sitios de luz tenían una cobertura boscosa menor al 25%, se encontraban en un potrero en abandono y la totalidad de la planta estaba expuesta a la luz solar a las 12 medio día. Para la categoría de sombra las plantas tenían una cobertura boscosa superior al 75%, presentes en una orilla de bosque y al medio día solo una pequeña porción de esta se veía expuesta a la luz solar.

Para cada ambiente seleccioné 12 plantas con un DAP superior a 2.7 cm y menor a 3.5 cm, lo medí con una cinta diamétrica a la altura del pecho, y recolecté entre 10 y 12 hojas por planta. Las hojas las seleccioné de ramas altas con crecimiento secundario y tomé la tercera hoja contando desde el ápice hasta la base de la rama. A cada hoja le medí las siguientes variables: largo del peciolo y diámetro del peciolo para calcular el índice de Vermees como indicador de la proporción en tamaño y la forma del peciolo (un valor alto

indica una forma alargada donde el largo es mayor que el ancho, un valor bajo indica una forma ancha donde el ancho es mayor que el largo, valores cercanos a uno señalan un peciolo con largo y ancho similar) (Niklas 1994), área foliar, densidad de venas y determiné coordenadas para el patrón de venación secundaria y forma.

El largo y diámetro del peciolo lo medí con un micrómetro ocular en un estereoscopio Nikon SMZ 800 a un aumento de 20X. El área foliar lo determiné mediante análisis fotográfico en computadora, todas las fotografías las tomé a una distancia perpendicular a la hoja de 45cm, sobre un fondo blanco y con una regla de 20cm como escala; medí el área utilizando el programa ImageJ 145s (Rasband 2011).

El cálculo de la densidad de venas lo efectué con el método unidimensional utilizado anteriormente en varios estudios y que brinda una noción bastante precisa (Uhl & Mosbrugger 1999); este método se basa en la distancia promedio entre venas cuaternarias paralelas a la central. Para obtener este parámetro realicé cinco medidas por hoja de la distancia entre 10 venas que cruzaban paralelamente la vena central (Fig.1). A mayor valor de la distancia entre venas, menor densidad. Las medidas las tomé por medio de análisis fotográfico con el mismo programa y las fotografías que se usaron para el área foliar.

Para el análisis de forma se seleccioné 12 marcas de posición en la hoja (Fig.2): base de la lámina desde el peciolo, ápice, tres puntos equidistantes desde el ápice hasta la base (ambos lados) y cuatro puntos sobre la venación secundaria, uno sobre cada origen de la central. Seleccione al azar 45 hojas por categoría para este análisis. Las coordenadas de los puntos las obtuve utilizando el programa *ImageJ 145S* (National Institutes of Health Inc. EEUU).

Análisis estadístico.— Para determinar si existe un efecto de la condición luz o sombra sobre el área foliar, la forma del peciolo y la densidad de venas realicé un ANDEVA de la distancia (μm) promedio entre venas entre las hojas de diferente categoría lumínica. Realicé dos modelos de regresión lineal (una para luz y otra para sombra) entre el logaritmo del área foliar y el logaritmo de la distancia promedio entre venas por hoja para determinar la relación alométrica entre las variables, posteriormente comparé pendientes con un ANCOVA. Para el análisis de forma realicé un análisis de *Procrustes* en 2D entre las hojas de luz y sombra para obtener la forma promedio por categoría; posteriormente realicé un análisis de componentes principales para determinar cuáles puntos marcaban diferencia en la forma de las hojas y los patrones de venación secundaria, entre los dos primeros componentes analice con un ANDEVA para determinar diferencias entre categorías. Todas las medidas de error se muestran de la siguiente manera: promedio \pm desviación estándar. Los análisis de varianza y el análisis de componentes principales los hice utilizando *Statistica 7* (StatSoft. Inc. 2004); los modelos de regresión lineal y el ANCOVA los realicé utilizando *R 2.13.1* (The R Foundation for Computing Statistics); para el análisis de *Procrustes* utilicé *Past 2.04* (Hammer *et al.* 2010).

Resultados

En promedio todas las hojas tuvieron un área foliar de $126,37 \pm 78,84\text{cm}^2$. La totalidad de la muestra en promedio tenía un peciolo con un largo de $4.32 \pm 1.74\text{cm}$, y con un diámetro de $2.55 \pm 0.61\text{mm}$; para un Índice de Vermes promedio de 166.16 ± 44.85 . La densidad de venas promedio de todas las hojas fue de $1.95 \pm 0.42\text{mm}$.

En general las hojas de sombra presentan un área foliar mayor que las hojas en luz ($F_{1/192}=52.61$, $R^2=0.46$, $p<0.001$, Fig.3). Las plantas de luz presentan un Índice de Vermes mucho menor que las de sombra lo que indica que poseen una forma más alargada que las de luz ($F_{1/192}=38.90$, $R^2=0.41$, $p<0.001$, Fig.4). La distancia entre venas fue mayor en las muestras recolectadas en el ambiente de sombra, lo que significa una densidad mayor en ambiente de luz ($F_{1/192}=121.95$, $R^2=0.45$, $p<0.001$, fig.5). No encontré relación alométrica entre el área foliar y la densidad de venas, para ninguno de los dos ambientes (luz: $F_{1/90}=0.19$, $R^2=0.02$, $p=0.66$; sombra: $F_{1/100}=1.38$, $R^2=0.013$, $p=0.24$).

El PCA producto del análisis de *Procrustes*, los primeros tres componentes explican un aproximado del al 81% de la variación de los datos. El primer componente está influenciado casi en su totalidad por los puntos de bifurcación de la venación secundaria (*eigenvector*= 0.43, -0.41). El segundo componente está influenciado principalmente por las marcas de la base hasta la mitad de la hoja (*eigenvector* = -0.56). Encontré diferencias entre categorías de luz y sombra para el primer componente ($F_{1/78}=97.31$, $p<0.001$). No encontré un efecto del segundo componente sobre la forma entre las categorías de luz y sombra ($F_{1/78}=12.24$, $p=0.43$).

Discusión

Como esperaba, el área foliar fue mayor en las hojas que pertenecían al ambiente de sombra. La condición de sombra limita las oportunidades óptimas para hacer fotosíntesis, a pesar de esto también puede significar una ventaja al disminuir la pérdida de agua por una transpiración menor. Aumentar el área foliar permite tener una mayor superficie y aprovecha de mejor manera el recurso lumínico cuando se presenta la oportunidad, las plantas pueden acudir a esto sin mayor riesgo de aumentar la transpiración. Las plantas que están casi la totalidad del día expuestas a la luz pueden destinar recursos a otras funciones ya que con un tamaño de hojas más pequeño pueden cubrir sus necesidades (Rodrigues *et al.* 2000, Lambers *et al.* 2008), además no es muy ventajoso un área muy amplia donde se pueda aumentar la pérdida de agua por evaporación.

Muy relacionado al área foliar encontré que la forma del peciolo es más alargada en ambientes sombra sobre los de luz. El peciolo transporta líquidos y nutrientes y soporta el peso de la hoja por lo que la planta requiere aumentar la biomasa de este para que lograr bien su función. Además, un peciolo más largo posiblemente evita que se genere interferencia entre las mismas hojas y sean aprovechadas al máximo las pocas horas de sol disponibles. Caso contrario sucede en el ambiente de luz donde el soporte no están crítico, ya que se ha encontrado que hojas en este ambiente aparte de ser más pequeñas son mucho más delgadas que las de sombra (Rodrigues 2000).

Como se esperaba, la densidad de venas fue mayor en el ambiente de luz que en el de sombra. En ambientes altamente expuestos a la radiación solar la transpiración aumenta notablemente poniendo en riesgo la estabilidad hídrica de las plantas disminuyendo el agua necesaria para realizar una fotosíntesis adecuada (Lambers *et al.* 2008). Las venas presentan un medio más seguro para el agua ante la pérdida por evaporación, al haber una densidad alta de venas en las hojas expuestas al sol se disminuye la distancia que tiene que recorrer el agua para llegar a las células fotosintéticas, evitando pérdidas excesivas en tejido menos protegido. Es importante tomar en cuenta que en la zona de estudio las precipitaciones son elevadas se mantienen constantes a lo largo del año con una baja en los

meses de enero, febrero y marzo (Rosero-Bixby *et al.* 2002), por lo que el agua en las raíces no parece ser un limitante. Por otro lado, las hojas de las plantas que crecieron en sombra al no estar expuestas a una radiación ni temperaturas tan elevadas no sufren tanta pérdida de agua y al haber menos recurso lumínico se invierte más en células fotosintéticas que en protección del recurso hídrico foliar, que parece menos amenazado que en las que crecen en luz.

No encontré relación entre el área foliar y la densidad de venas para ninguno de los dos ambientes. Esto refuerza la idea de que el ambiente lumínico es el que tiene un efecto fuerte sobre la densidad de venas. A pesar de que se habla de que las venas tienen una función de soporte (Herbig & Kull 1991), las venas que medí no parecen tenerla tomando en cuenta que no varía su densidad con el área.

La familia Melastomataceae tiene un patrón de venas secundario que posiblemente sea el encargado del sostén de la lámina. Precisamente ese patrón de venación característico de la familia es diferente entre las hojas de ambientes de luz y sombra a pesar de mantener un contorno de la lámina similar. Posiblemente esa diferencia en las venas se relacione con el tamaño y la función de soporte donde en plantas de sombra el punto de origen de las bifurcaciones de la venación secundaria parece estar más lejos de la base y es menos agregado para lograr un soporte más distribuido de una lámina de mayor área. Al ver las hojas de luz su bifurcación de la vena secundaria parece estar más cercano a la base y más unidas lo que posiblemente sea una forma de permitir un flujo mejor del agua. Sin embargo, no puedo concluir alguna función específica ya que en este estudio me limite a caracterizar el patrón.

Los patrones de venación y su densidad, así como la forma del peciolo y el área foliar de *C. subcrustulata* son afectados por el ambiente lumínico en el que se desarrollan. El tamaño de la lámina y su crecimiento parecen no tener un efecto en la densidad de venas. Hace falta tomar en cuenta más variables y relacionarlas con la densidad y patrones de venas para definir con mayor claridad esta arquitectura foliar tan característica de la familia.

Agradecimientos

A Eduardo Chacón, Eric Fuchs, Federico Bolaños, Jorge Lobo y Gilbert Barrantes por sus comentarios y sugerencias en la elaboración del diseño experimental y la redacción de este trabajo. A José Antonio Guzmán por sus sugerencias en la metodología del trabajo. A Sebastian Alvarado por ayuda en la toma de datos en el campo y por último al CEEC-AWT por el alojamiento y disposición de sus instalaciones durante esta investigación.

Bibliografía

- Herbig, A. & U. Kull. 1991. Leaves and ramification. *Nat. Konst.* 7: 109–117.
- Holdridge, L. 1957. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105:367-368.
- Jurik, T. W., J. F. Chabot & B. F. Chabot. 1982. Effect of light and nutrients on leaf size, CO₂ exchange, and anatomy in wild strawberry (*Fragaria virginiana*). *Plant Physiology* 70: 1044-1048.

- Lambers, H., F.S. Chapin & T.L. Pons. 2008. Plant physiological ecology. Segunda edición. Springer. New York. EEUU. p. 321-375.
- Kanechi, M., N. Uchida, T. Yasuda & T. Yamaguchi. 1995 Water stress effects on leaf transpiration and photosynthesis of *Coffea arabica* L. under different irradiance conditions. Colloque Scientifique International sur le Café, 16. Kyoto (Japón), Avril 9-14, 1995. París. p. 520-527
- Korner, C. H. 1989. The nutritional status of plants from high altitudes - A worldwide comparison. *Oecologia* 81: 379-391.
- Ku, S. B. & L. A. Hunt. 1973. Effects of temperature on the morphology and photosynthetic activity of newly matured leaves of alfalfa. *Canadian Journal of Botany* 51: 1907-1916.
- Niklas, K. J. 1994. Plant allometry: The scaling of form and process. The University of Chicago Press. Chicago. EEUU. p. 1-60.
- Nobel, P. S., L. J. Zaragoza & W. K. Smith. 1975. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. *Plant Physiology* 55: 1067-1070.
- Reich, A., M. Holbrook & J. Ewel. 2004 Developmental and Physiological Correlates of Leaf Size in *Hyernima alchorneoides* (Euphorbeaceae). *American Journal of Botany* 91: 582-589.
- Rodrigues A., Q. Souza, J. Passos & G. W. Fernandes. 2000. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under different light intensities. *Tropical Ecology* 41: 47-60
- Rosero-Bixby L, T. Maldonado-Ulloa, R. Bonilla-Carrión . 2002. Bosque y población en la Península de Osa, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 50: 585-598
- Sims, D. A. & R.W. Pearcy. 1992. Response of anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany* 79: 449-455.
- Upadhyaya, M. K. & N. H. Furness. 1994. Influence of light intensity and water stress on leaf surface characteristics of *Cynoglossum officinale*, *Centaurea* spp., and *Tragopogon* spp. *Canadian Journal of Botany* 72: 1379-1386.
- Uhl, D. & V. Mosbrugger. 1999. Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 149: 15-26
- Witkowski, E. T. F., B. B. Lamont. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88: 486-493.

Cuadros y figuras

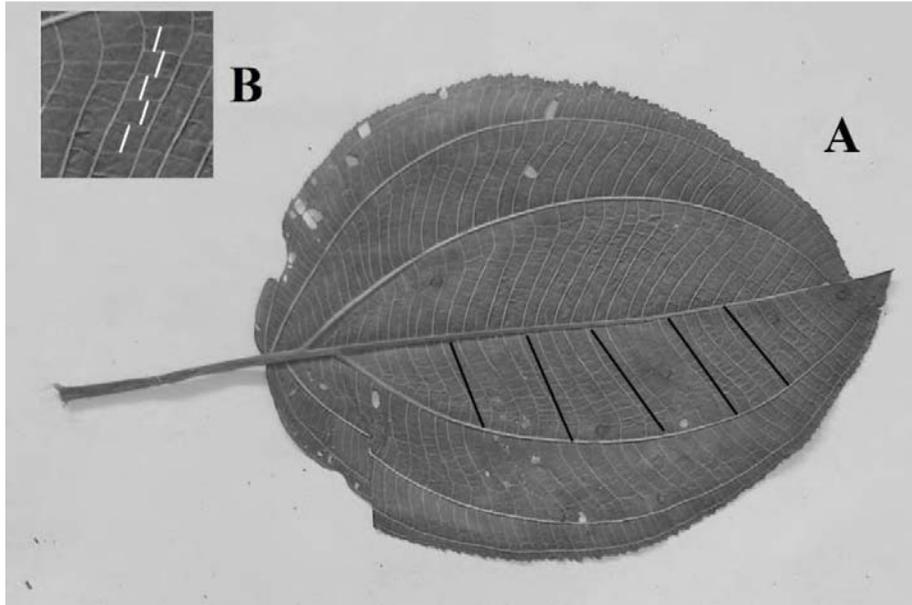


Fig. 1: A) Las líneas negras representan las zonas de medida de distancia entre 10 venas para estimar la densidad de venas sobre hojas de *Conostegia subcrustulata* recolectadas en Rincón de Osa, Costa Rica. B) Acercamiento ilustrando el concepto de distancia entre venas paralelas a la central; cada línea blanca representa una media de distancia entre venas.

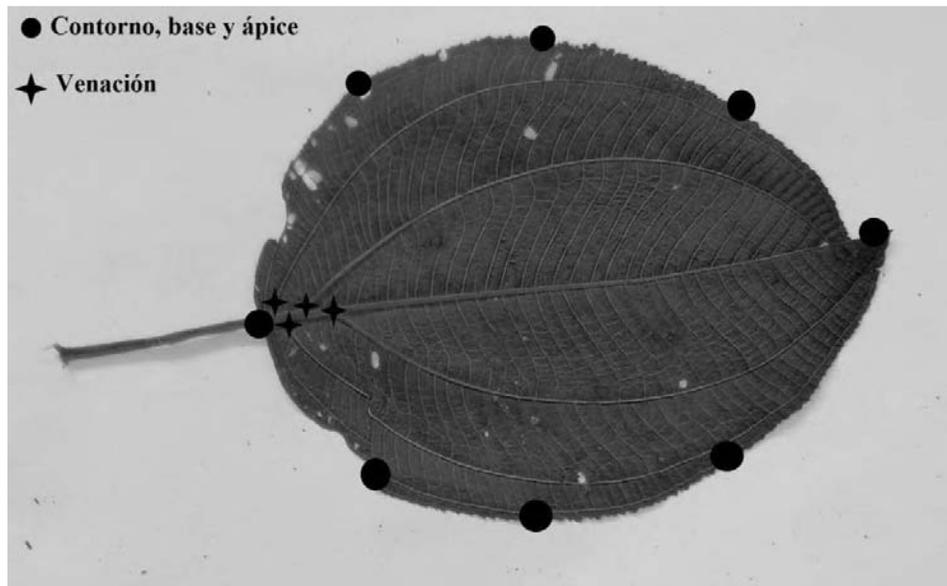


Fig. 2: Marcas de posición seleccionadas como referencia para el análisis de forma por medio de *Procrustes* sobre hojas de *Conostegia subcrustulata* recolectadas en Rincón de Osa, Costa Rica. Los círculos representan puntos del contorno, base y ápice; las cruces están sobre puntos de bifurcación de la venación secundaria.

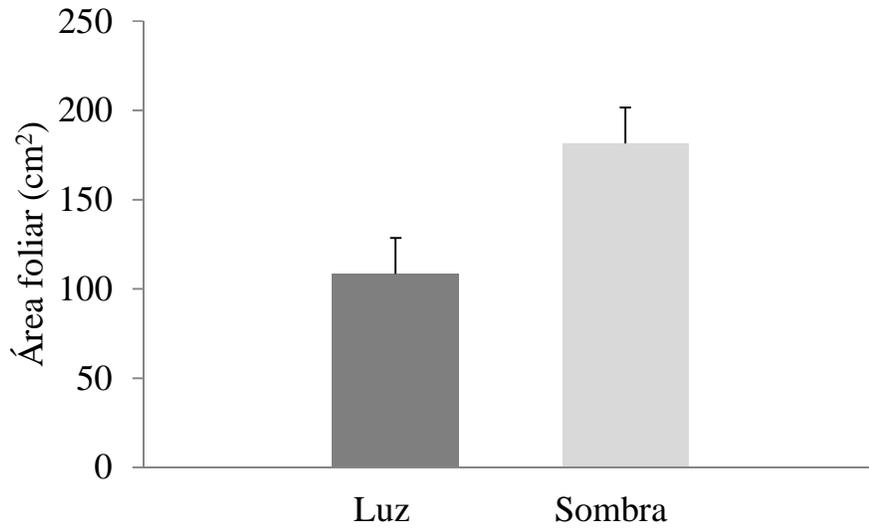


Fig. 3: Promedio \pm DE del área foliar de las hojas de *Conostegia subcrustulata* recolectadas en Rincon de Osa, Costa Rica según categoría lumínica. ($F_{1/192}=52.61$, $R^2=0.46$, $p<0.001$)

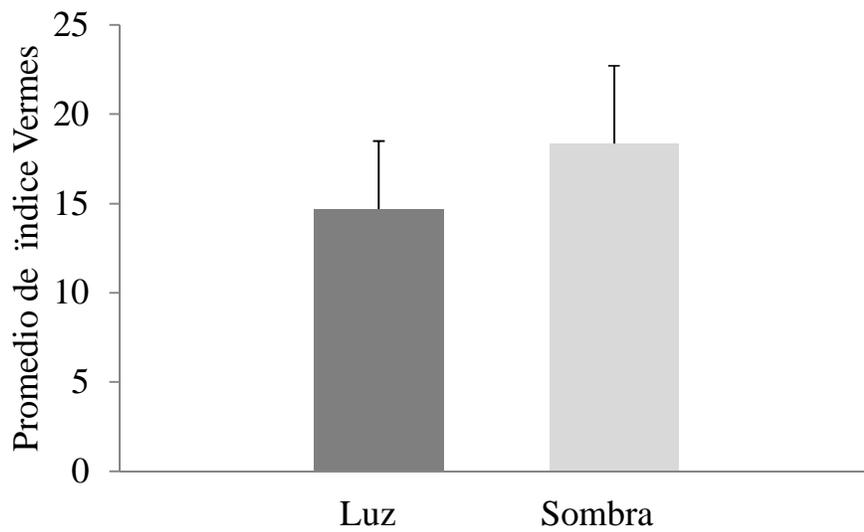


Fig.4: Promedio \pm DE del valor del índice de Vermes para las hojas de *Conostegia subcrustulata* recolectadas en Rincón de Osa, Costa Rica según categoría lumínica. ($F_{1/192}=38.90$, $R^2=0.41$, $p<0.001$)

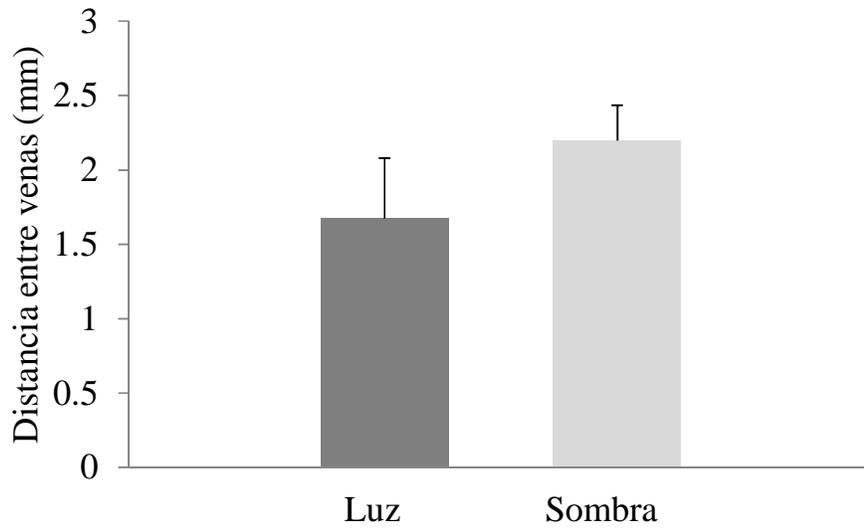


Fig. 4: Promedio \pm DE de la distancia entre venas medidas en las hojas de *Conostegia subcrustulata* colectadas en Rincón de Osa, Costa Rica según categoría lumínica. ($F_{1/192}=121.95$, $R^2=0.45$, $p<0.001$).

Variación floral en dos especies de *Passiflora* (Passifloraceae)

Tito Isaac Sancho-Mejías

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; sancho.ekin02@gmail.com

Resumen: Flores de *Passiflora talamancensis*, obtenidas en Rincón de Osa y *Passiflora vitifolia* colectadas a partir de dos plantas silvestres en Rincón de Osa y una planta ornamental de la Ciudad Universitaria Rodrigo Facio fueron disectadas y montadas para estudiar el cambio alométrico de sus partes con el fin de determinar las diferencias en la morfología floral lo largo de la ontogenia de las dos especies y dentro de *P. vitifolia*. Los resultados obtenidos muestran que las flores de *Passiflora* estudiadas crecen de la misma forma sin importar la especie, conservando las proporciones relativas sus partes a lo largo del desarrollo. La presente investigación concluye que la variación en la forma de las flores de las especies estudiadas de este género radica principalmente en factores morfológicos ajenos al cambio de proporción relativa y el tamaño de las partes florales a lo largo de la ontogenia, en vez de diferenciarse por sus tasas de crecimiento. Mientras que las flores de la misma especie difieren entre sí por cambios en el tamaño de las mismas.

Palabras claves: alometría, desarrollo, ontogenia, polinización, simetría

La variación morfológica dentro de las poblaciones o las especies puede ser atribuida tanto a diferencias genéticas como a la influencia del entorno actuando sobre la expresión fenotípica del genotipo (Kemp & Bertness 1984). Conforme los organismos crecen, su forma y tamaño cambian de manera coordinada, es por eso que la alometría es uno de los factores dominantes de la variación morfológica reflejando el cambio del tamaño a lo largo de la ontogenia (Klingenberg 2010). Dentro de un mismo taxón, los organismos comparten un diseño o *bauplan* que comprende una serie de partes corporales arregladas de forma particular (Shingleton 2010).

La gran parte de la diversidad dentro de los taxa se debe a cambios en el tamaño relativo de las partes corporales que pueden ser descritos por medio de alometría estática (Shingleton 2010). El estudio de la organogénesis en las flores provee información acerca de la variabilidad intraespecífica e interespecífica en las tasas alométricas de crecimiento (Kirchoff 1983). Flores con patrones similares de organogénesis dan origen a diversas formas a través de diferencias en las tasas de crecimiento alométrico de sus partes (Kirchoff 1983).

El género *Passiflora* comprende aproximadamente 530 especies de enredaderas herbáceas o leñosas, arbustos y árboles pequeños, distribuidas en su mayoría, en Centro y Suramérica, con solo 22 especies nativas del sureste asiático y las islas del Pacífico (Kllip 1938, Krosnick & Freudestein 2005, Hansen *et al.* 2006). En Costa Rica se conocen 51 especies nativas y al menos cinco introducidas (Estrada-Chavarría & Rodríguez-González 2009). Todas las especies de este género poseen al menos un anillo de filamentos (la corona) dispuestos en torno a un pedúnculo vertical que sostiene los estambres y estilos (el androginóforo) (Holland & Lanza 2008).

En este género, las flores se caracterizan por tener monosimetría del tipo polisimétrica o actinomorfa (Endress 1999), es decir, se trata de repeticiones seriadas de los órganos en torno al tubo floral. Los pétalos, sépalos, estaminoides y el androceo presentan un arreglo radial pentámero, mientras que las partes correspondientes al gineceo, se

ordenan de manera trómera. El androginóforo se extiende desde la base del cáliz de manera recta portando, en su extremo distal los órganos genitales; los estilos se proyectan a partir del ápice del ovario que se inserta justo por encima del androceo (Killip 1938). En la base del androginóforo existe una membrana llamada limen que forma una barrera sobre los nectarios evitando el acceso de polinizadores infectivos (Hansen *et al.* 2006). Estos tres caracteres: la corona, el androginóforo y el limen, han sido considerados como las sinapomorfias que delimitan las relaciones dentro de *Passiflora* (Hansen *et al.* 2006).

Las tasas de crecimiento alométrico y la correlación entre estas y los tamaños relativos de los órganos florales presentan una relación controlada entre el tamaño relativo del órgano, la tasa de crecimiento de este y el síndrome de polinización (Kirchoff 1983). La presente investigación tiene como objetivo determinar las diferencias en la morfología floral lo largo de la ontogenia de dos especies silvestres y dentro de una especie de la familia Passifloraceae a través del estudio del cambio relativo de los órganos florales a lo largo de su desarrollo. Así mismo, es presentada una descripción taxonómica de las especies estudiadas.

Materiales y Métodos

Descripción de los taxa—. *Passiflora talamancensis* Killip, 1922. *Descripción*.— (Estrada-Chavarría y Rodríguez-González 2009) bejuco herbáceo con tallos angulados. Hojas con peciolo de 1-3 cm, eglandulares, lámina oblonga, cuneada o redondeada en la base, trilobulada, margen entero, con glándulas oceladas, trinervada. Flores con sépalos blancos por dentro, verdes por fuera de 1,4-1,7 cm, no corniculados; pétalos blancos; filamentos de la corona en dos series, purpúreos en la base, amarillos hacia el ápice. Frutos morado oscuro, globosos. *Passiflora vitifolia* Kunth, 1817. *Descripción*.— (Estrada-Chavarría y Rodríguez-González 2009) Las hojas tienen dos glándulas sésiles asociadas a los peciolo; lámina ampliamente ovada, truncada a sub-cordada en la base, profundamente trilobulada con el margen irregularmente dentado sin glándulas oceladas, 3-5-palmatinervada. Brácteas separadas ampliamente lanceoladas a angostamente deltadas u oblongo-elípticas, foliáceas, aserrad-glandulares. Sépalos de 5-9 cm corniculados, pétalos rojo intenso, filamentos de la corona en tres series rojos, amarillentos o blancos. Frutos ovoides, verdes con manchas blancas de 5-8 cm.

Esta especie es una liana que habita en claros de bosques secundarios de América Central (Killip 1939). Las plantas maduras tienen un tronco leñoso que puede alcanzar hasta 3 cm de diámetro, presenta gran cantidad de ramas reproductoras y vegetativas a lo largo de su extensión, con las flores de rojo escarlata cerca del suelo y la mayoría de las hojas trilobuladas en el dosel del bosque (Snow 1982).

Sitios de muestreo.—Las flores de *Passiflora vitifolia* Kunth, 1817 y *Passiflora talamancensis* Killip, 1922 fueron colectadas entre el 23 y el 30 de enero del 2012 en Rincón de Osa, Pacífico Sur de Costa Rica (8°69' N, 83°52' O), aproximadamente a 148 m.s.n.m. De acuerdo con Barrantes y colaboradores, los bosques de esta región ocupan el tercer lugar en riqueza de especies de la región Neotropical y junto con la parte noroeste de Panamá corresponde a una de las áreas de endemismo en la parte continental del Neotrópico.

Las muestras de *P. talamancensis* fueron colectadas a partir de un solo individuo localizado en un potrero en regeneración en la localidad de Aguabuena, Rincón de Osa,

Costa Rica. Las flores de *P. vitifolia* fueron colectadas en dos locaciones en Rincón de Osa a partir de dos individuos, una de las plantas está ubicada en la periferia del Centro de Estudios y Empoderamiento Comunal Dr. Alvaro Wille Trejos CEEC – AWT de la Fundación Neotropica; la otra habita un claro de un cacaotal en regeneración al margen izquierdo de la quebrada Aguabuena. Adicionalmente, ejemplares de una variedad ornamental de *P. vitifolia* fueron obtenidos en el jardín de la Facultad de Ingeniería en la Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Universidad de Costa Rica, Valle Central de Costa Rica entre el cinco de marzo y el primero de abril del 2012. No obstante, esta planta y las silvestres difieren en la forma de las brácteas, siendo ovales en la ornamental y lanceoladas en las silvestres, además, proporcionalmente, las flores de la especie cultivada en el jardín son más pequeñas, con los estigmas triangulares de superficie irregular, contrastando con los de las plantas silvestres, ovalados y lisos en su forma. También, se observó que las flores de la planta ornamental en todas las ocasiones presentaban el cáliz lleno de néctar y en sus anteras el polen nunca fue removido.

Colecta y análisis de datos.—Un total de 19 flores de *P. talamancensis*, y 69 de *P. vitifolia* en diferentes etapas de desarrollo fueron colectadas y fotografiadas. Cada uno de los órganos florales fue separado y ordenado sobre un fondo cuadrículado (1 cm x 1 cm) formado un arreglo de las partes de cada una de las flores colectas, el cual fue fotografiado y posteriormente analizado mediante el software UTHSCSA ImageTool (IT). Se obtuvieron un total de ocho medidas por fotografía tomando en cuenta las siguientes partes florales: a: largo de antera; cl: diámetro de cáliz; ea: largo de estigma; el: largo del estilo; fl: largo del filamento; o: largo del ovario; s: largo sépalo; t: largo androginóforo (Fig. 1). A estos datos se les aplicó un análisis de componentes principales (PCA) de manera exploratoria con el fin de determinar cuales variables explican mejor las diferencias entre las flores. La variación de la forma con respecto a la ontogenia de las flores fue establecida a partir de un análisis de regresión lineal entre los datos de longitud del sépalo (S) y el tamaño del androginóforo (T); a los cuales se les aplicó la transformación de logaritmo natural (ln). La similitud entre los parámetros de los modelos fue evaluada a través de un análisis de covarianza. Los análisis de estadística multivariada fueron llevados a cabo a través del software PAST (disponible en la web: <http://nhm2.uio.no/norlex/past/download.html>). Además se realizó la comparación del tamaño de las flores maduras de *P. vitifolia* en condiciones silvestres y la planta ornamental con el fin de detectar diferencias en el tamaño de las mismas y las repercusiones que el cambio de proporción floral podría tener en el éxito reproductivo de las plantas mediante la comparación entre el tamaño relativo del androginóforo y el pico de *Phaetornis longirostris* (Linnaeus, 1766), el polinizador de las plantas silvestres reportado por Snow (1982). Los datos del pico de los colibríes fueron obtenidos a partir de ejemplares albergados en la colección de aves del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica. El análisis alométrico y los gráficos fueron elaborados a partir del paquete informático Microsoft Excel 2007.

Resultados

A partir del análisis de componentes principales se obtuvo que, en conjunto, la longitud de los sépalos y el largo del androginóforo explican un 93,90 % de la variación observada en las flores; estas variables fueron las que se tomaron en cuenta para los análisis posteriores. En general se observó diferencia significativa en la longitud del sépalo y en el tamaño del androginóforo en las flores estudiadas; las partes florales de *P. talamancensis*

presentaron en promedio un menor tamaño que las demás (Tukey, $q=2.38547$, $p<0.05$) (Cuadro 1). Sin embargo, no se encontró diferencia significativa en el tamaño del estigma ni el diámetro del cáliz entre las dos especies (Cuadro 1).

La ecuación alométrica para las flores estudiadas tiene la forma de una ecuación lineal simple $y=mx+b$ (Fig. 2). No se encontró diferencia significativa entre las pendientes ($F_{1, 71}=0.013$, $p=0.907$), pero si entre las intersecciones ($F_{1, 72}=109.82$, $p<0.0001$) (Cuadro 2). Al considerar las diferencias de tamaño entre las flores de *P. vitifolia* procedentes de plantas silvestres y la planta del jardín se obtuvo que en promedio, las flores silvestres fueron más grandes, con una longitud del sépalo de 67.96 ± 5.47 mm contra un 50.73 ± 2.31 mm en las flores ornamentales ($t=9.57$, $g.l.=20$, $p<0.0001$) y un 40.66 ± 2.69 mm de longitud promedio del androginóforo contra un 26.93 ± 1.16 mm ($t=15.18$, $g.l.=20$, $p<0.0001$), respectivamente. La longitud promedio del pico de *P. longirostris* fue de 38.05 ± 1.76 mm (Fig. 3).

Discusión

La tasa alométrica de cambio del tamaño del androginóforo con respecto al sépalo a lo largo del desarrollo (m) en las dos especies es similar (Cuadro 2), lo cual es de esperarse, ya que, el tamaño máximo del androginóforo y de todas las demás partes florales, en última instancia está determinado por la longitud máxima del sépalo (Fig. 2). Ambas especies presentan valores de m cercanos, al considerar las estructuras florales utilizadas en el análisis alométrico como caracteres conservados dentro del género (Hansen *et al* 2006) se puede asumir esta forma de crecimiento como generalizada para las diferentes especies de *Passiflora*. Adicionalmente, según lo propuesto por Shingleton (2010), la diferencia encontrada en las intersecciones (b) de las ecuaciones de crecimiento sugieren que la variación entre las especies está dada en función de diferencias en el cambio de la morfología floral que son independientes al cambio con respecto a la longitud del sépalo. Sin embargo, durante la presente investigación solamente fueron considerados dos taxa, y los datos fueron obtenidos a partir de tan solo tres plantas silvestres y una ornamental, por lo que esta afirmación no puede extenderse a nivel genérico dentro de la familia, para eso es necesario llevar a cabo un estudio más exhaustivo ampliando el número de especies y géneros.

Los pétalos y sépalos se encuentran implicados en la atracción de animales y posibles polinizadores (Endress 1999). La longitud del más largo de los sépalos brinda información directa acerca del tamaño máximo de la flor ya que, en conjunto, los cinco constituyen el envoltorio protector dentro del cual se desarrollan los demás órganos florales. Por otro lado, el androginóforo, juega un papel fundamental en el proceso de polinización: expone las estructuras reproductivas y limita el acceso al néctar de manera mecánica, restringiendo los tipos de polinizadores para la flor. Tanto los sépalos como el androginóforo son estructuras florales conservadas dentro del género *Passiflora* (Hansen *et al.* 2006) implicadas en el proceso de polinización y por ende, en el éxito reproductivo de la especie. De manera conjunta brindan información valiosa a hora de establecer relaciones morfológicas entre los taxa.

De acuerdo con Holland y Lanza (2008) las *Passiflora* cuyas flores presentan coloración rojo escarlata son polinizadas por colibríes. Durante la presente investigación se observó que las flores de la planta cultivada en el jardín de Ingeniería de la Universidad de

Costa Rica siempre contaban con néctar en el cáliz y polen en las anteras, lo cual permite asumir que no es visitada por ningún tipo de polinizador. De acuerdo con Snow (1982), *P. vitifolia* polinizada por el colibrí *Phaetornis longirostris* y es visitada por abejas del género *Trigona* y hormigas que pueden robar su néctar a través de perforaciones en la base de la corola, a su vez, las abejas pueden coleccionar polen rozando incidentalmente los estigmas.

Al analizar de manera comparativa la longitud relativa del androginóforo de las flores y la longitud del pico de *P. longirostris* (Fig. 3) se observa que el tamaño del pico del ave es menor que la longitud promedio del androginóforo de las flores obtenidas a partir de plantas silvestres, sin embargo, es mayor con respecto a las flores de la planta ornamental. En el caso de las plantas silvestres, la longitud del androginóforo y la disposición de los filamentos de la corona permiten al colibrí insertar su pico en el cáliz, extrayendo el néctar de manera tal que lo obliga a rozar los órganos implicados en el proceso de polinización con la parte anterior de su cabeza (Endress 1994). No obstante, al considerar la reducción de las estructuras florales y particularmente, el tamaño del androginóforo, en las flores de la planta ornamental, esto podría constituir una barrera mecánica que impida que se lleve a cabo la polinización de estas flores. Lo cual explicaría la presencia del polen en las anteras, sin embargo, al considerar esta planta como un ejemplar de *P. vitifolia* bajo condiciones de cultivo en un medio urbano, es de esperarse que no cuente con la visita de las especies correspondientes debido, precisamente, al aislamiento geográfico que esta presenta, por lo tanto, de igual forma es natural el alto contenido de néctar presente en estas muestras. Tanto la barrera mecánica que representa la reducción del androginóforo como el aislamiento de la planta ornamental, la inhabilitan para reproducirse de manera natural, ya que al igual que la mayoría de especies del género *Passiflora*, en esta especie, las flores son auto-incompatibles y requieren la mediación animal para poder llevar a cabo la polinización y por ende la reproducción (Holland & Lanza 2008).

Los datos obtenidos en la presente investigación permiten concluir que la variación morfológica entre las flores de las dos especies estudiadas se basa en aspectos morfológicos ajenos al cambio relativo de las partes florales con respecto a la longitud del sépalo y por ende, ajenas al tamaño máximo que la flor pueda alcanzar (Cuadro 2). Por otro lado, los datos obtenidos acá muestran que las flores de *P. vitifolia* obtenidas a partir de plantas silvestres difieren de las flores de la planta ornamental únicamente en su tamaño. Sin embargo se hace necesario aumentar el número de taxa para poder aplicar las conclusiones acá presentadas de manera general a todas las especies del género *Passiflora*.

Bibliografía

- Barrantes, B., Q. Jiménez, J. Lobo, T. Maldonado, M. Quesada & R. Quesada. 1999. Evaluación de los planes de manejo forestal autorizados en el Período 1997-1999 en la península de Osa. Cumplimiento de normas Técnicas, ambientales e impacto sobre el bosque natural. Informe para Fundación Cecropia. 96 p.
- Endress, P. K. 1994. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Endress, P. K. 1999. Symmetry in flowers: diversity and evolution. International Journal of Plant Sciences. 160: 3-23.
- Estrada-Chavarría, A. & A. Rodríguez-González. 2009. Flores de pasión de Costa Rica. Editorial INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

- Hansen, A. K., L. E. Gilbert, B. B. Simpson, S- R. Downie, A. C. Cervi & R. K. Jansen. 2006. Phylogenetic relationships and chromosome number evolution in *Passiflora*. *Systematic Botany*. 31: 138-150.
- Holland, J. B. & J. Lanza. 2008. Geographic variation in the pollination biology of *Passiflora lutea* (Passifloraceae). *Journal of the Arkansas Academy of Science* 62:32-36.
- Kemp, P. & M. D. Bertness. 1983. Snail shape and growth rates: Evidence for plastic shell allometry in *Littorina littorea*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 81: 811-813.
- Killip, E. P. 1938. The American species of Passifloraceae. *Botanical Series Field Museum of Natural History* 19: 1-342.
- Kirchoff, B. K. 1983. Allometric growth of the flowers of five genera of the Marantaceae and of *Canna* (Cannaceae). *Botanical Gazette* 144: 110-118.
- Klingerberg, C. P. 2010. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature Reviews* 11: 623-635.
- Krosnick, S. E. & J. V. Freudenstein. 2005. Monophyly and florar character of old world *Passiflora* (Subgenus *Decaloba*: Supersection *Disemma*). *Systematic Botany* 30:139-152.
- Shingleton, A. 2010 Allometry: The Study of Biological Scaling. *Nature Education Knowledge* 1:2.
- Sprecht, C. D. & M. E. Bartlett. 2009. Flower evolution: the origin and subsequent diversification of the angiosperm flower. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40:217-243.
- Snow, A. 1982. Pollination intensity and potential seed set in *Passiflora vitifolia*. *Oecologia* 55: 231-237.

Cuadros y figuras

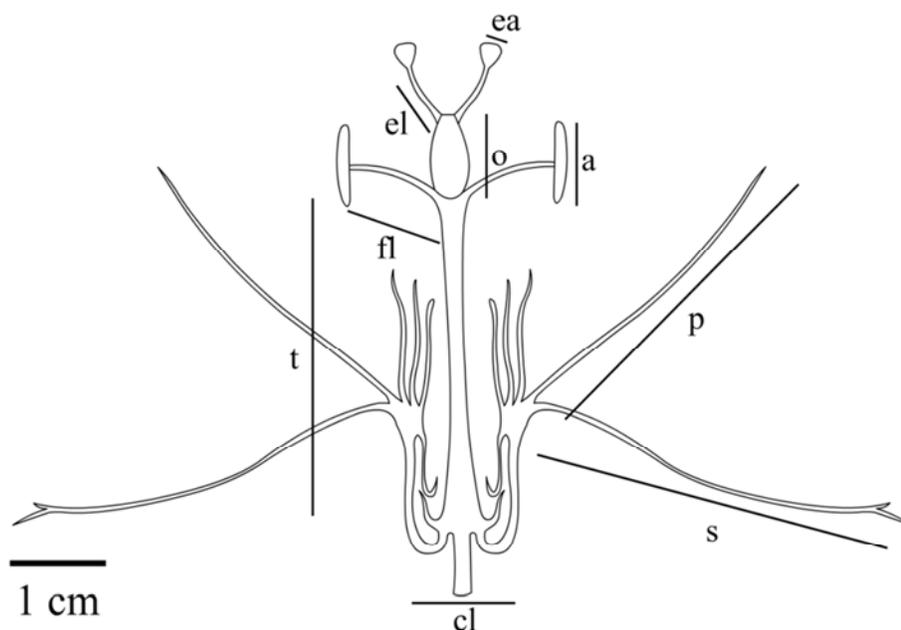


Fig. 1: Diagrama floral de *Passiflora vitifolia* Kunth 1817 donde se representan las estructuras medidas en la presente investigación: a: largo de antera; cl: diámetro del cáliz; ea: largo de estigma; el: largo de estilo; fl: largo de filamento; p: largo del pétalo; s: largo del sépalo; t: largo del androgínoforo.

Cuadro 1. Medición de las partes florales () de *Passiflora talamancensis*, y *Passiflora vitifolia*.

Parte floral	<i>Passiflora talamancensis</i>	<i>Passiflora vitifolia</i>	t	g.l.	p
Androgínoforo (mm)	7.43 ± 2.10	17.26 ± 14.52	0.99	87	0.001
Antera (mm)	3,503 ± 0.92	12,74 ± 1.39	1	87	<0.0001
Cáliz (mm)	8.55 ± 0.85	10.81 ± 3.73	0.95	87	0.062
Estigma (mm)	2.28 ± 0.49	3.26 ± 1.63	0.94	87	0.065
Estilo (mm)	5.20 ± 1.22	9.13 ± 4.37	0.99	87	0.006
Filamento (mm)	4.80 ± 1.03	10.30 ± 3.77	0.99	87	<0.0001
Ovario (mm)	4.08 ± 1.75	7.17 ± 1.71	0.99	87	<0.0001
Sépalo (mm)	14.37 ± 2.45	35.69 ± 17.46	1	87	<0.0001

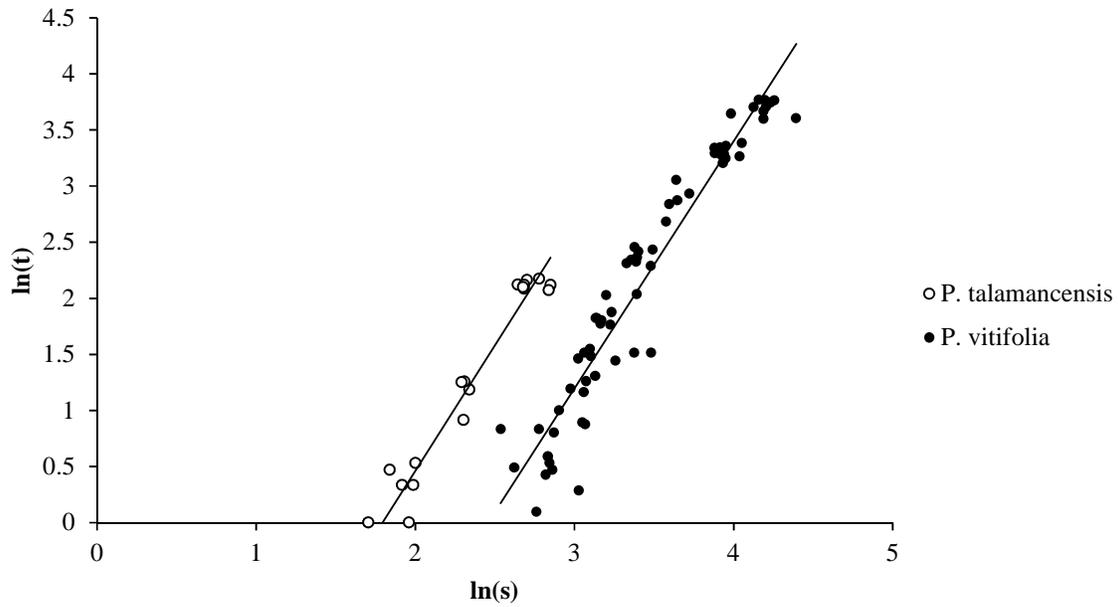


Fig. 2: Cambio de los datos transformados de la longitud del androginóforo, $\ln(t)$, con respecto al tamaño del sépalo, $\ln(s)$, durante el desarrollo de flores de *Passiflora talamancensis*, y *Passiflora vitifolia*

Cuadro 2. Parámetros del modelo de regresión lineal ($y=mx+b$) entre los datos transformados de la longitud del sépalo y el androginóforo para cada uno de los taxa estudiados.

Especie	Parámetro	Estimado	Error estándar	t	p
<i>Passiflora talamancensis</i>	b	-4.009	0.297	-13.51	<0.000
	m	2.236	0.126	17.78	<0.0001
<i>Passiflora vitifolia</i>	b	-5.419	0.268	-20.23	<0.0001
	m	2.205	0.077	28.75	<0.0001

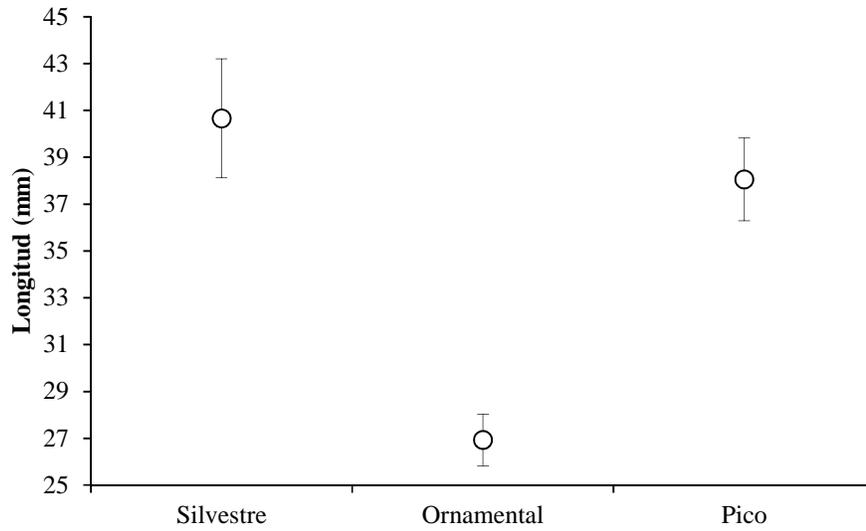


Fig. 3: Longitud promedio y desviación estándar del androginóforo en las flores de *Passiflora vitifolia* Kunth, 1817 colectadas a partir de plantas silvestres y una ornamental en comparación al largo promedio y desviación estándar del pico de *Phaetornis longirostris* (Linnaeus, 1766).

Presión de propágulos, herbivoría y polinización en una planta invasora *Pueraria phaseoloides* y una nativa *Centrosema molle* (Fabaceae) de un bosque tropical

Elena Vásquez-Céspedes

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; elena019@gmail.com

Resumen: Estudios comparativos de especies introducidas y nativas son valiosos en la comprensión de características que fomentan la invasión de las plantas exóticas. Se analizó la presión de propágulos, herbivoría y polinización en una especie invasora (*P. phaseoloides*) y en una especie nativa (*C. molle*) para determinar características que facilitan la invasión en un nuevo ambiente e interacciones entre sí. Para la presión de propágulos, se contabilizó el número de tallos, número flores, número de frutos, semillas por fruto y número de flores y frutos por inflorescencia. Para herbivoría, se analizaron hojas jóvenes de cada especie mediante ImageJ® y se determinó el porcentaje de área foliar total y depredada, así como el tipo de daño. Además, se realizaron observaciones de visitantes florales para determinar polinizadores. Se encontró que *P. phaseoloides* es más abundante y presenta mayor presión de propágulos, menos herbivoría foliar y facilitación por la interacción con polinizadores. Sin embargo, hay una importante depredación en las flores por parte de *T. fulviventris*, que disminuye la potencial producción de frutos, pero no de propágulos. Por lo que, se considera que principalmente la presión de propágulos es lo que determina el proceso de invasión de *P. phaseoloides*.

Palabras clave: invasiones biológicas, kudzú tropical, Papilionaceae, especies exóticas, florivoría, frutivoría.

Una especie invasora es aquella que prospera sin ayuda del ser humano y amenaza hábitats naturales o seminaturales fuera de su área de distribución natural (CBD 1992). El impacto de estas sobre otras nativas, comunidades y ecosistemas es amplio y ha sido estudiado y caracterizado en numerosos estudios alrededor del mundo (Mooney y Cleland 2001, Pimentel *et al.* 2001).

El proceso de una invasión biológica se divide en varias etapas: introducción, colonización, establecimiento y dispersión (Kolar y Lodge 2001, Sakai *et al.* 2001, Colautti y MacIsaac 2004), y existen factores clave que la facilitan, entre los cuales se consideran tanto características intrínsecas de la especie invasora, como características bióticas y abióticas del ecosistema invadido (Hobbs y Huenneke 1992, Lee 2002 Devin y Beisel 2007). Entre los factores más importantes y relevantes se encuentran: la presión de propágulos, la eliminación de depredadores y la facilitación por medio de otras especies nativas.

La presión de propágulos se define como el número de propágulos (semillas o individuos) y la frecuencia con la que llegan a un nuevo ambiente (Colautti y MacIsaac 2004), lo cual es fundamental para la dispersión local, el mantenimiento de la población y en el comportamiento invasivo de una especie (Simberloff 2009). Otro de los factores mencionados, es que las especies introducidas en nuevos ambientes presentan bajos niveles de herbivoría (poca interacción con herbívoros nativos), que con el tiempo aumenta, sin embargo, en etapas tempranas la ausencia de depredadores promueve la invasión y les da ventaja sobre especies nativas (Siemann 2004, Rodríguez 2006). Además, nuevas interacciones con especies nativas u organismos asociados a estas especies pueden

favorecer y facilitar la sobrevivencia de alguna de las especies o incluso ambas (Rodríguez 2006). Estas características han sido estudiadas en especies invasoras y se han realizado estudios comparativos con especies nativas relacionadas filogenéticamente que permiten determinar los rasgos que hacen exitosa la invasión en diferentes ambientes (Gerlach y Rice 2003, Agrawal y Kotanen 2003, Agrawal *et al.* 2005, van Kleunen *et al.* 2010).

La especie *Pueraria phaseoloides* es una planta introducida conocida popularmente como kudzú, nativa de los trópicos de Asia e Indomalasia y fue introducida en Costa Rica para control de malezas en plantaciones de palma aceitera (Zamora 2010). Además, es utilizada como alimento para ganado, cerdos y cabras, y ha sido asociada con cultivos (principalmente gramíneas) debido a su capacidad fijadora de nitrógeno (Schmidt *et al.* 1990, Ortiz y Fernández 1992, FAO 2012a). Esta planta ha sido reportada como invasora de importantes áreas protegidas y ha tenido un impacto devastador en el medio ambiente en Estados Unidos (Blaustein 2001), y fue reportada como invasora en otros países como Canadá, Australia y Nueva Zelanda, pero su impacto no ha sido tan importante (McEwen 2009, Gill 2002). En nuestro país, hay reportes de la especie desde 20 hasta 1000 msnm (INBio 1997) y se clasificó como especie invasora con necesidad de manejo y control, debido a su impacto agresivo y socioeconómico (UICN-INBio 2005).

La especie *Centrosema molle* es una especie nativa de los trópicos, también es utilizada como cultivo de cobertura (en Malasia e Indonesia), como alimento para ganado y ovejas, y ha sido asociada con otros cultivos por su capacidad fijadora de nitrógeno (Schultze-Kraft y Clements 1990, FAO 2012b). Ambas especies pertenecen a la familia Fabaceae (Papilionaceae), por lo que poseen muchas similitudes entre sí, como la morfología y color de la flor y la presencia de hojas trifoliadas. Además, se caracterizan por ser bejucos rastreros y trepadores, lo cual es de gran importancia debido a que pueden causar daños mecánicos y disminuir la tasa de crecimiento en las plantas de soporte (Putz 2005), y en caso de una invasión biológica, una planta con esta característica es capaz de modificar drásticamente diferentes ecosistemas.

El estudio comparativo de estas especies relacionadas filogenéticamente, es importante para comprender los rasgos que fomentan la invasión de la especie *P. phaseoloides* y entender la dinámica de las poblaciones, para lograr predecir el potencial impacto económico y ecológico que puede causar en un ambiente distinto al de su origen. Por lo tanto, el objetivo de esta investigación es determinar las características que hacen de *P. phaseoloides* una especie tan exitosa, mediante la comparación de la presión de propágulos, la herbivoría y la polinización con la especie nativa *C. molle*.

Materiales y métodos

Sitio de estudio.— El trabajo se realizó del 24 al 30 de enero del 2012 en Agua Buena de Rincón de Osa, Puntarenas (8°41'50"N, 83°31'29"W). Este sitio se encuentra en el Pacífico sur de Costa Rica, a una altitud de 70 msnm y presenta una temperatura anual que oscila entre 24 y 30 °C. Se caracteriza por poseer una época lluviosa prolongada que se extiende desde abril hasta diciembre, donde la precipitación anual puede superar los 5 000 mm. Se trabajó en dos trayectos de aproximadamente 2 km, uno a la orilla del río Agua Buena y otro en la carretera frente a la Fundación Neotrópica, los cuales se transitaron en la búsqueda de individuos de *P. phaseoloides* y *C. molle*.

Especies estudiadas.— Se estudió la especie introducida *P. phaseoloides*, esta planta habita en la orilla de los caminos y ríos, no se encontró dentro del bosque y se halló gran cantidad de parches muy abundantes en los trayectos estudiados. La especie *C. molle* fue menos abundante, se encontró pocos parches de esta planta en los trayectos recorridos, habita los mismos sitios que *P. phaseoloides*, e incluso se puede encontrar individuos de ambas especies en la misma zona.

Presión de propágulos.— Para comparar la presión de propágulos entre las especies se realizaron parcelas de 2x2 m, en cada una se contabilizó el número de tallos, número flores, número de frutos y semillas. Además, se recolectó aleatoriamente inflorescencias de *P. phaseoloides* y de *C. molle* con las que se determinó el número de flores y frutos producidos en cada una, para determinar el porcentaje de flores que dieron frutos en ambas especies. En adición, se calculó un estimado del número de semillas producidas por parcela, a partir de los siguientes datos: promedios de semillas producidas por fruto (por parcela), frutos producidos por flores (por inflorescencia), flores producidas por inflorescencia e inflorescencia por parcela de cada especie. Para este último dato se tomó en cuenta el número de tallos como inflorescencia debido a que las inflorescencias no se contabilizaron por parcela, por lo que se subestimó la producción de semillas en el campo. Esto sí estaba!!

Herbivoría.— Para comparar la herbivoría entre las especies se recolectaron 50 hojas más jóvenes (últimas hojas de diferentes terminaciones) de plantas de cada una de las especies, cada hoja se fotografió y se calculó el porcentaje del área foliar total y depredada mediante el programa ImageJ (Abramoff 2004). Los daños observados en la hoja se clasificaron en: agalladores, minadores o masticadores defoliadores y se calculó porcentajes de área foliar depredada. Además, se contabilizó el número de flores depredadas y frutos depredados para cada especie en cada parcela.

Polinización.— Se realizaron 20 observaciones de 20 minutos cada una, en diferentes plantas de ambas especies para determinar los insectos que visitan las flores y potenciales polinizadores. Los insectos se recolectaron y posteriormente se identificaron en el Laboratorio de Entomología (170) de la Universidad de Costa Rica. Además, se cuantificó la cantidad de flores abiertas para cada especie por cada parcela.

Análisis estadístico.— Para determinar diferencias entre las especies *P. phaseoloides* y *C. molle* se realizó una *T-Student* entre los promedios de las distintas variables medidas.

Resultados

Se realizó un total de 30 parcelas, 15 para cada una de las especies. Se determinó que *P. phaseoloides* es más abundante ($t=4.59$, g.l.=28, $p<0.001$) y presenta mayor cantidad de flores ($t=5.96$, g.l.=28, $p<0.001$) que la especie nativa (Fig. 1). Sin embargo, no se presentan diferencias en la producción de frutos ($t=1.62$, g.l.=28, $p=0.12$) y semillas ($t=1.04$, g.l.=28, $p=0.31$) entre ambas especies (Fig. 1).

Se recolectó un total de 38 inflorescencias en cada especie y se determinó que la especie *P. phaseoloides* produce más flores ($t=10.79$, g.l.=36, $p<0.001$) y frutos ($t=5.22$, g.l.=36, $p<0.001$) que *C. molle* (Fig. 2). Además, se encontró que sólo un 17% de las flores producidas en *P. phaseoloides* dieron frutos en, mientras que en *C. molle* el porcentaje fue de 31% (Fig. 2). Al calcular el estimado de semillas por parcela, se encuentra una mayor

presión de propágulos en *P. phaseoloides* con $9176 \pm$ falta error semillas/parcela, mientras que *C. molle* produce $2061 \pm$ falta error semillas/parcela.

Se determinó que la herbivoría en ambas especies fue baja, sin embargo, la especie *C. molle* presenta mayor afectación foliar para un 5.7% del área total ($t=3.79$, g.l.=48, $p<0.001$) y que presenta los tres tipos de daños en las hojas, mientras que *P. phaseoloides* muestra un 0.91% de depredación y sólo dos daños foliares (minadores y masticadores defoliadores). Además, *P. phaseoloides* presenta mayor depredación en las flores ($t=5.56$, g.l.=28, $p<0.001$) y no hay diferencias de herbivoría en los frutos ($t=0.60$, g.l.=28, $p=0.55$) de las especies (Fig. 3).

Se logró identificar 5 especies como depredadores de flores y frutos, entre ellos: la hormiga zompopa (*Atta cephalotes*) y una abeja (*Trigona fulviventris*) para *P. phaseoloides*, y *T. fulviventris*, un picudo (Curculionidae) y un saltamontes (Acrididae) para *C. molle*. En observaciones realizadas, fue más frecuente *T. fulviventris* en *P. phaseoloides* y se caracterizó por realizar perforaciones en la corola de las flores de ambas especies para la sustracción de polen. La hormiga *A. cephalotes* se encontró sólo en *P. phaseoloides* y se observaron llevando pétalos y fragmentos de hojas de la planta.

Se encontró un total de siete especies que visitaron las flores (Cuadro 1), y se observó que los únicos posibles polinizadores de estas plantas son las abejas de género *Bombus* y dos especies del género *Euglossa*, ya que fueron los únicos organismos en los que existió contacto directo con las anteras y el pistilo. Además, se determinó que la cantidad de flores abiertas por parcela es mucho mayor en *P. phaseoloides* ($t=4.27$, g.l.=28, $p<0.001$; Fig. 4).

Discusión

La presión de propágulos fue mucho mayor en *P. phaseoloides*, debido a que produce mayor cantidad de semillas/parcela, lo que le permite tener mayor densidad que *C. molle* (von Holle y Simberloff 2005). Sin embargo, la producción de semillas no es suficiente, debido a que estas semillas deben germinar y poseen ciertos requerimientos para colaborar con el proceso de invasión (Burke y Grime 2006, Simberloff 2009). En adición, estudios de presión de propágulos han demostrado que esta característica ha sido significativamente asociada con la etapa de establecimiento y con el éxito de invasión, y que una alta presión de propágulos permite genotipos mejores adaptados debido al efecto positivo que tiene en la diversidad genética (Saltonstall 2002, Simberloff 2009). Esto ha sido relevante en muchos estudios de invasiones biológicas por lo que se propone como base para el desarrollo de modelos nulos para el estudio de invasiones (Colautti *et al.* 2006).

La herbivoría en las hojas es mayor en *C. molle* y presenta los tres tipos de daños foliares, mientras que *P. phaseoloides* sólo presenta dos de ellos, ya que al ser una especie introducida, presenta menores interacciones con herbívoros nativos (Siemann 2004). Además, *P. phaseoloides* presenta un porcentaje de herbivoría más bajo (0.91%) que *C. molle*, pero no carece de enemigos naturales, lo cual favorece la invasión. Sin embargo, varios autores (Agrawal y Kotanen 2003, Colautti *et al.* 2004) sugieren que la eliminación de depredadores no es un mecanismo importante en el proceso de invasión de plantas. Además, los depredadores foliares de *P. phaseoloides* son principalmente herbívoros generalistas (Rockwood 1976, Cranshaw *et al.* 2009), mientras que los herbívoros

formadores de agallas presentes sólo en la especie nativa pertenecen a herbívoros más especializados, que se caracterizan por requerir mayores interacciones ecológicas y evolutivas (Nieves-Aldrey 1998).

La herbivoría en las flores es mayor en *P. phaseoloides* (Fig. 3), posiblemente por la disponibilidad de recursos en grandes parches que facilitan el robo polen, principalmente por parte de *T. fulviventris* (Jonhson 1983). Esto es importante en el control biológico de la especie invasora, ya que disminuye considerablemente la producción de frutos (Fig. 3), sin embargo, aún así esta especie presenta mayor presión de propágulos en comparación con *C. molle*.

La polinización en estas especies es mediante abejas del género *Bombus* y *Euglossa*, por lo que ambas especies de plantas comparten polinizadores y puede estar ocurriendo facilitación por alguna de las dos especies, e incluso ambas, ya sea que los polinizadores de *C. molle* polinicen las plantas de *P. phaseoloides*, o que los polinizadores que han sido atraídos por *P. phaseoloides* faciliten la polinización en la especie nativa (Horskins y Turner 1999, Kato *et al.* 1999, Traveset y Richardson 2006). Además, la cantidad de flores abiertas es mucho mayor en *P. phaseoloides* lo que le permite mayor probabilidad de ser polinizada (Mitchell *et al.* 2009), sin embargo, esta especie presenta una alta pérdida de polen por parte de herbívoros, pero esto no es una limitación para la producción de propágulos.

Esto puede representar un efecto positivo o negativo en la especie nativa, ya que compartir estos polinizadores, puede estar favoreciendo o más bien afectando la abundancia de *C. molle*, sin embargo, esto no fue probado en este estudio. Y, se debe tomar en cuenta que estas especies son capaces de autopolinizarse y de reproducirse vegetativamente (Schultze-Kraft y Clements 1990, FAO 2012a, FAO 2012b), lo cual les permite su persistencia en el campo aún en ausencia de polinizadores, sin embargo, esta característica desfavorece su diversidad genética por falta de exocruzamiento (Hamrick y Godt 1996). Por lo que, sería importante aislar las partes florales de polinizadores y herbívoros, para determinar si estos son fundamentales o influyen de alguna manera en la polinización y determinar el grado de autopolinización que se presenta en estas plantas.

Para estudios comparativos entre especies relacionadas filogenéticamente se debe tomar en cuenta otras características indicadores de potencial invasor como: diversidad genética y tasa de crecimiento, así como evaluaciones en distintas épocas del año, que permitan caracterizar y comprender con más detalle el comportamiento de las especies. En conclusión, se determinó que la especie invasora *P. phaseoloides* posee mayor presión de propágulos y menor herbivoría foliar que *C. molle*, pero mayor florivoría que no limita la producción de propágulos, por lo cual esta característica es crucial y determina el proceso de invasión en esta especie. Además, ambas especies comparten polinizadores, lo cual puede tener un efecto positivo o negativo en la especie nativa lo cual sería interesante investigar en estudios futuros.

Agradecimientos

A los profesores Federico Bolaños, Jorge Lobo y Eric Fuchs por su ayuda durante el curso y sus aportes a la investigación. A Wendy Solís. A mis compañeros Aldo, Viki, Karla, Darha y Arleth. Y principalmente a Eduardo Chacón por su ayuda durante todo el estudio.

Bibliografía

- Abramoff, M. D., P. J. Magalhães & S. J. Ram. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics International* 11:36-42.
- Agrawal, A. A. & P. M. Kotanen. 2003. Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters* 6:712-715.
- Agrawal, A. A., P. M. Kotanen, C. E. Mitchell, A. G. Power, W. Godsoe & J. Klironomos. 2005. Enemy release? An experiment with congeneric plant pairs and diverse above and belowground enemies. *Ecology* 86:2979-2989.
- Blaustein, R. J. 2001. Kudzu's invasion into southern United States life and culture, pp. 55-62. *In*: J. A. McNeeley, ed. *The Great Reshuffling: Human Dimensions of Invasive Species*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Burke, M. J. W. & J. P. Grime. 2006. An Experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77:776-790.
- Colautti, R. I. & H. J. MacIsaac. 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* 10:135-141.
- Colautti, R. I., A. Ricciardi, I. A. Grigorovich & H. J. MacIsaac. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7:721-733.
- Colautti, R. I., I. A. Grigorovich & H. J. MacIsaac. 2006. Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* 8: 1023–1037.
- Naciones Unidas. 1992. Convenio sobre la Diversidad Biológica (CDB). Disponible en: <http://www.cbd.int/doc/legal/cbd-es.pdf>
- Cranshaw W.S., D.A. Leatherman & J.R. Feucht. 2009. *Leafmining Insects*. Colorado State University Extension, USA.
- Devin, S. & J. N. Beisel. 2007. Biological and ecological characteristics of invasive species: a gammarid study. *Biological Invasions* 9:13–24.
- FAO. 2012a. *Pueraria phaseoloides*. Disponible en: <http://www.fao.org/ag/AGP/AGPC/doc/Gbase/data/pf000058.htm>. Accedido el: 22 de mayo del 2012.
- FAO. 2012b. *Centrosema molle*. Disponible en: <http://www.fao.org/ag/AGP/AGPC/doc/Gbase/data/pf000019.htm>. Accedido el: 22 de mayo del 2012.
- Gerlach, J. D. & K. J. Rice. 2003. Testing life history correlates of invasiveness using congeneric plant species. *Ecological Applications* 13:167–179.
- Gill, G. 2002. Kudzu vine an unwanted organism. *Biosecurity* 37:11.
- Hamrick, J. L. & M. J. W. Godt. 1996. Effects of Life History Traits on Genetic Diversity in Plant Species. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 351:1291-1298.
- Hobbs, R. J. & L. F. Huenneke. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6:324–337.

- Horskins, K. & V. B. Turner. 1999. Resource use and foraging patterns of honeybees, *Apis mellifera*, and native insects on flowers of *Eucalyptus costata*. *Australian Journal of Ecology* 24:221–227.
- INBio, 1997. Instituto Nacional de Biodiversidad. Disponible en <http://www.inbio.ac.cr/bims/k03/p13/c045/o0260/f01611/g007790/s023464.htm>. Accedido el 4 de mayo del 2012. Accedido el 4 de mayo del 2012.
- Jonhson, L. K. 1983. *Trigona fulviventris*. pp. 770-772. In: D. H. Janzen, ed. *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press, Chicago.
- Kato, M., A. Shibata, T. Yasui & H. Nagamasu. 1999. Impact of introduced honeybees, *Apis mellifera*, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Researches on Population Ecology* 41:217–228.
- Kolar, C. S. & D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16:199-204.
- Lee, C. E. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution* 17:386–391.
- McEwen, E. 2009. The Chatham-Kent Daily Post. Disponible en: <http://ckdp.ca/2009/09/27/kudzu-invasion-of-the-killer-vines-or-a-tempest-in-a-teapot/>. Accedido el: 4 de mayo del 2012.
- Mitchell, R. J., R. J. Flanagan, B. J. Brown, N. M. Waser & J. D. Karron. 2009. New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany* 103:1403-1413.
- Mooney, H. A. & E. E. Cleland. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5446-5451.
- Nieves-Aldrey, J. L. 1998. Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 23:3-12.
- Ortiz, R. A. & O. Fernández. 1992. Early Growth of Young Oil Palm Under Different Leguminous Cover Crops. *ASD Oil Palm Papers* 6:21-23.
- Pimentel, D., S. McNair, J. Janecka, J. Wightman, C. Simmonds, C. O'Connell, E. Wong, L. Russel, J. Zern, T. Aquino & T. Tsomondo. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal and microbe invasions. *Agricultural, Ecosystems and Environment* 84:1-20.
- Putz, F. E. 2005. Ecología de las Trepadoras. Disponible en: <http://www.ecologia.info/trepadoras.htm>. Accedido el: 24 de mayo del 2012.
- Rockwood, L. L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology* 57:48-61.
- Rodriguez, L. F. 2006. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions* 8: 927-939.
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D.M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I.

- M. Parker, J. N. Thompson & S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:305-332.
- Saltonstall K. 2002. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:2445–2449.
- Schmidt, R, C. Ramírez & A. Cordero.1990. Nutrientes limitantes para el kudú (*Pueraria phaseoloides*) en tres suelos de una toposecuencia en Guardia, Liberia, Guanacaste. *Agronomía Costarricense* 14:213-222.
- Schultze-Kraft, R. & R. J. Clements. 1990. *Centrosema: Biology, Agronomy, and Utilization*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia.
- Siemann, E., W. E. Rogers & S. J. Dewalt. 2004. Rapid adaptation of insect herbivores to an invasive plant. *Proceedings of the Royal Society* 273:2763-2769.
- Simberloff, D. 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 40:81–102.
- Traveset, A. & D. M. Richardson. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology & Evolution* 21:208-216.
- UICN-INBio. 2005. *Especies Invasoras en Costa Rica*. Taller Nacional sobre Identificación de Especies Invasoras, San José.
- van Kleunen, M., E. Weber & M. Fischer. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* 13: 235–245.
- von Holle, B. & D. Simberloff. 2005. Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 86:3212–3218.
- Zamora, N. 2010. Fabaceae, pp. 395-775. *In*: B. E. Hammel, M. H. Grayum, C. Herrera & N. Zamora, eds. *Manual de plantas de Costa Rica. Dicotiledóneas (Clusiaceae - Guneraceae)*. Missouri Botanical Garden Press, USA.

Cuadros y figuras

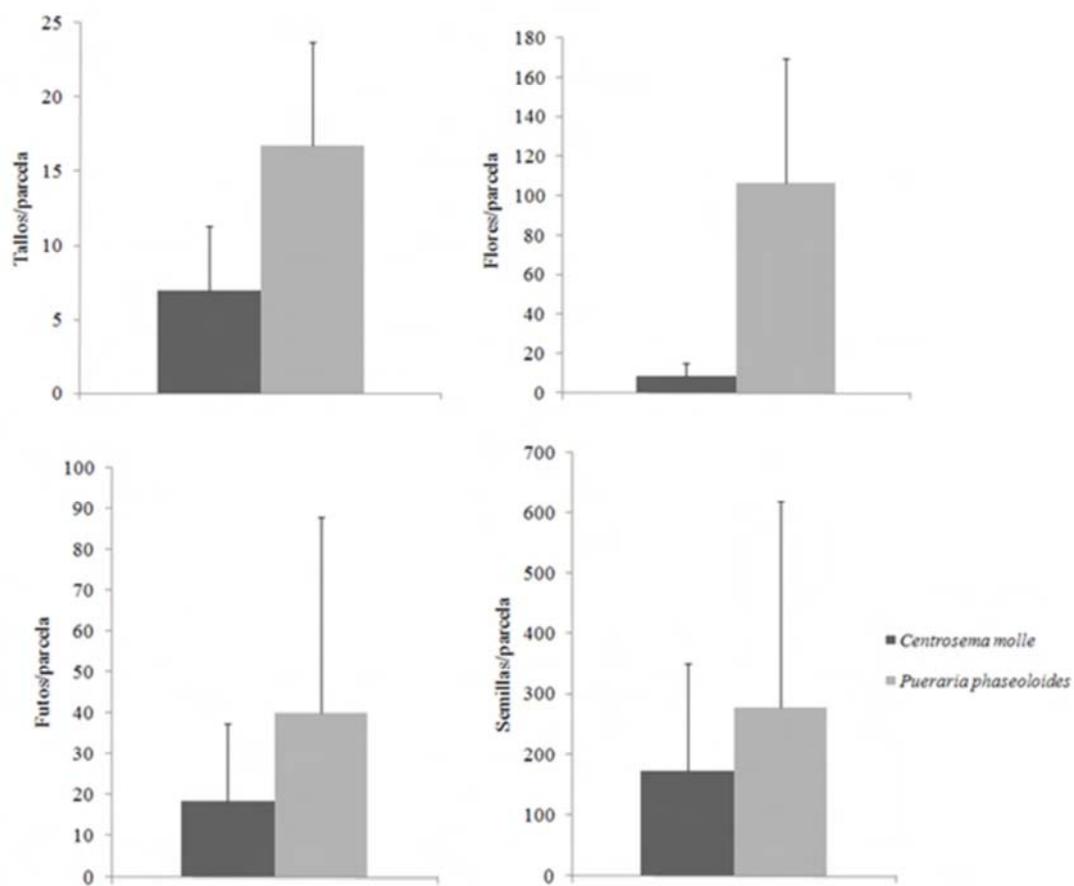


Fig.1: Promedios (\pm error estándar) de tallos ($t=4.59$, g.l.=28, $p<0.001$), flores ($t=5.96$, g.l.=28, $p<0.001$), frutos ($t=1.62$, g.l.=28, $p=0.12$) y semillas ($t=1.04$, g.l.=28, $p=0.31$) por parcela de *C. molle* y *P. phaseoloides* (Fabaceae) en Rincón de Osa, Puntarenas.

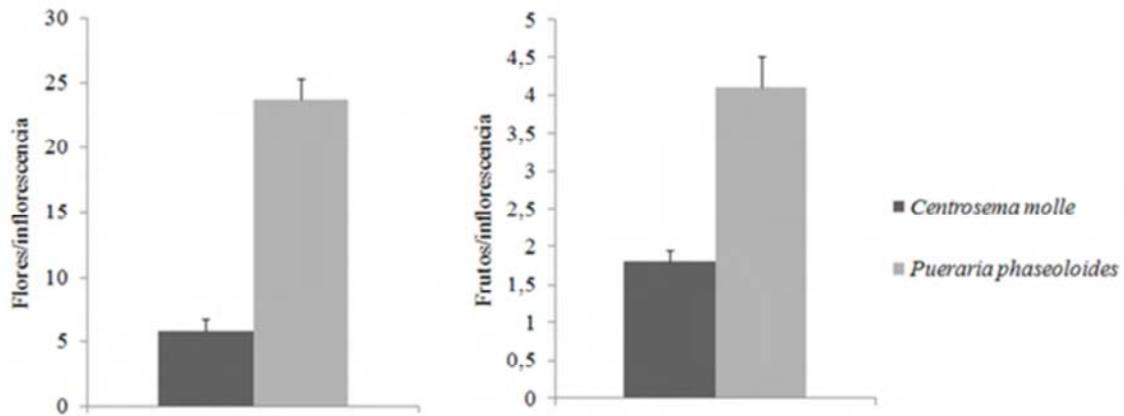


Fig. 2: Promedios (\pm error estándar) de flores ($t=10.79$, $g.l.=36$, $p<0.001$) y frutos ($t=5.22$, $g.l.=36$, $p<0.001$) por inflorescencia de *C. molle* y *P. phaseoloides* (Fabaceae), en Rincón de Osa, Puntarenas.

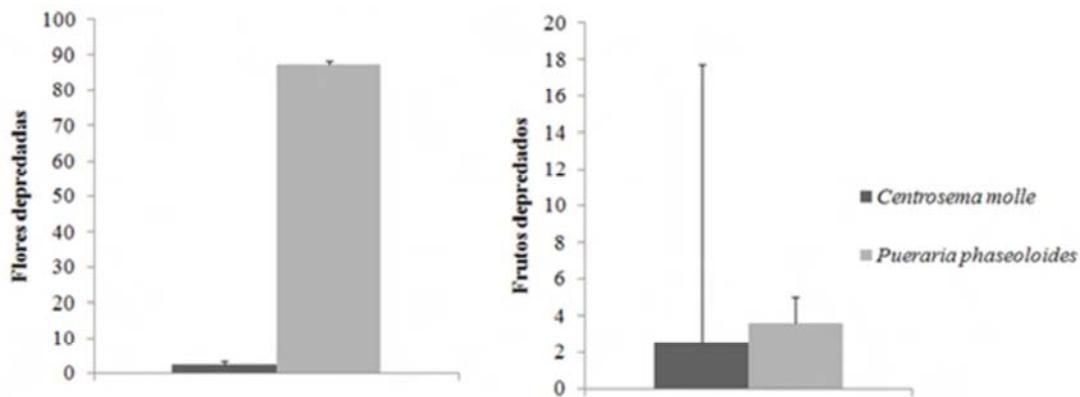


Fig. 3: Promedios (\pm error estándar) de flores depredadas ($t=5.56$, $g.l.=28$, $p<0.001$) y frutos depredados ($t=0.60$, $g.l.=28$, $p=0.55$) por parcela en *C. molle* y *P. phaseoloides* (Fabaceae) en Rincón de Osa, Puntarenas.

Cuadro 1: Especies de insectos que visitaron las flores de *P. phaseoloides* y *C. molle* (Fabaceae) durante observaciones de 20 minutos en diferentes plantas. Marcados con un * los posibles polinizadores.

Plantas	<i>Centrosema molle</i>	Ambas especies de plantas	<i>Pueraria phaseoloides</i>
Insectos visitadores		* <i>Bombus</i> sp. (Hymenoptera, Apidae)	<i>Atta cephalotes</i> (Hymenoptera, Myrmicinae)
	* <i>Euglosa</i> sp2 (Hymenoptera, Apidae)	* <i>Euglossa</i> sp1 (Hymenoptera, Apidae)	<i>Adelpha cytherea marcia</i> (Lepidoptera, Nymphalidae)
		<i>Trigona fulviventris</i> (Hymenoptera, Apidae)	Lepidoptera

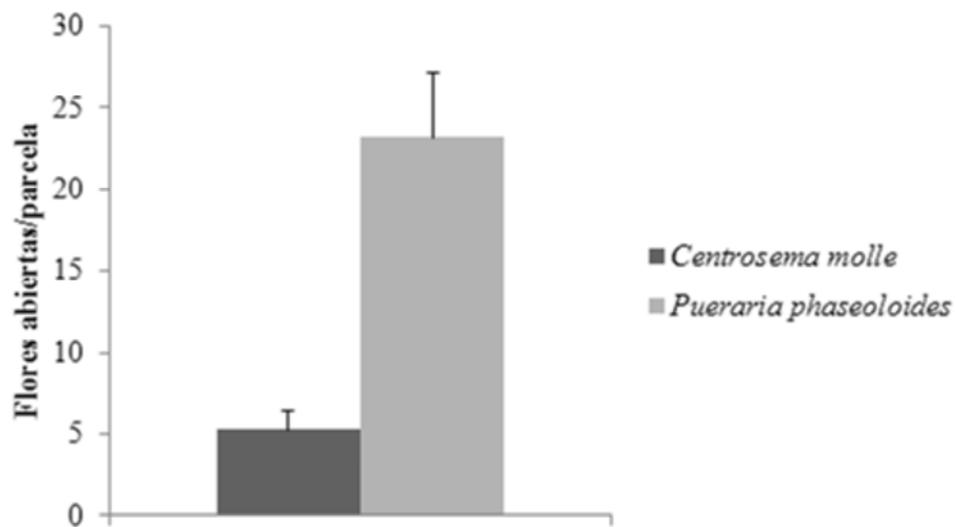


Fig. 4: Promedios (\pm error estándar) de flores abiertas ($t=4.27$, $g.l.=28$, $p<0.001$) por parcela en *C. molle* y *P. phaseoloides* (Fabaceae) en Rincón de Osa, Puntarenas.

**Biología Floral y Ecología de la polinización de *Condaminea corymbosa* Ruiz & Pav.
DC. (Rubiaceae), Rincón de Osa, Costa Rica**

Arlet Quirós-Calvo

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; quirosarlet@gmail.com

Resumen: Es importante conocer las variaciones y documentar la llegada de visitantes para comprender la biología reproductiva y de la polinización de las plantas, en este caso de la especie *Condaminea corymbosa*. El objetivo de este trabajo es explicar la relación entre las características morfométricas y los posibles polinizadores de la flor. El trabajo se realizó en Agua Buena de Rincón de Osa. Se eligieron 31 inflorescencias y se dio un seguimiento en los cambios en el desarrollo en las anteras y los estigmas, para lo cual se marcaron, en diferentes horas, se tomaron datos de la producción de néctar y de características morfométricas de las flores ancho, largo y diámetro de la corola y tamaño del pedúnculo de la inflorescencia. Se observaron los visitantes florales, y se realizaron grabaciones de video en la noche. Se encontraron diferencias entre la receptibilidad estigmática y el acercamiento a las anteras de los estigmas, así como una alta producción de polen en horas de la noche. Los visitantes fueron abejas, murciélagos, polillas, colibríes. Las características de las antesis, de la morfometría y de la presentación del néctar y el polen sugieren polinización por murciélagos.

Palabras claves: antesis, quiropterofilia, Condamineae, protandria, polinización.

La polinización en las plantas, o la llegada del polen al estigma de la flor, repercute directamente con el éxito reproductivo de la mayoría de las plantas (Castro 2009). Para atraerlos las plantas han desarrollado diversos atractivos visuales, olfativos y alimenticios como lo son el polen, el aroma y el néctar que aseguran el traslado del polen a otras plantas, (Núñez-Avellaneda & Rojas-Robles 2008). La variación de ciertas características morfológicas y fisiológicas de cada flor que influencia la llegada de un tipo u otro de polinizador, a esto se le denomina síndrome de polinización (Waser et al. 1996). Se considera que estas características han evolucionado por presiones evolutivas impuestas por los polinizadores (Silva-Montellano & Eguiarte 2003), es importante conocer estos patrones morfométricos y la visita de posibles polinizadores para comprender la relación flor-polinizador, la biología reproductiva, y las repercusiones en la distribución de una especie (Vogel 1990, Eynard & Galetto 1999).

La familia Rubiaceae está distribuida en todo el mundo, con una mayor diversidad en zonas tropicales, es la cuarta familia más grande de plantas (Taylor 2001), se caracteriza por presentar hierbas, arbustos o árboles, ocasionalmente trepadoras (Freire 2004). El género *Condaminea* presenta 11 especies, estas se distribuyen desde Costa Rica a Bolivia, pero en nuestro país sólo se ha determinado una especie, *Condaminea corymbosa* (Burger & Taylor 1994). Sin embargo; no se ha realizado ningún estudio de la Biología floral y Ecología de la polinización en todo el género *Condaminea*.

El objetivo principal del presente trabajo es describir ciertos aspectos de la Biología floral de *C. corymbosa*, además de identificar los visitantes florales de esta especie, por lo que permita explicar la relación entre las características morfométricas estudiadas y los

posibles polinizadores. Los objetivos específicos son: 1) Describir la antesis de *C. corymbosa*, 2) Determinar el periodo de receptividad estigmática, así como el movimiento del mismo y el periodo de disponibilidad de polen, 3) Determinar características florales tanto cualitativas como morfométricas en las flores de *C. corymbosa*, 4) Identificar los posibles polinizadores de *C. corymbosa*, 5) Establecer relaciones entre los resultados de las características florales de *C. corymbosa* y los posibles polinizadores.

Materiales y Métodos

Área de estudio. — La investigación se desarrolló en los días 25-31 de febrero del 2012, en Agua Buena de Rincón, ubicado en la Península de Osa, al sur de Costa Rica (08°53'38" N y 83°30'51" O), que se encuentra dentro de la Reserva de Golfo Dulce, y cercano al Parque Nacional Corcovado. En la Península de Osa la vegetación natural predominante es el bosque tropical húmedo y muy húmedo, del tipo basal y de transición a premontano (Holdridge 1982). La precipitación promedio anual de la zona varía entre 3 500mm y 5 500mm, con una temperatura promedio de 24°C (Barrantes et al. 1985).

Especie vegetal. — *Condaminea corymbosa* se encuentra en nuestro país en bosques húmedos y muy húmedos, en las vertientes Atlántico y Pacífico, desde los 0-1200m de altitud, y a nivel mundial de Costa Rica hasta Bolivia. Presenta arbustos de hasta de 7m de alto. Inflorescencias terminales, abierto-paniculadas alargadas en el fruto; pedúnculos de 15 a 23cm; flores subsésiles, corola de blanca a verde, presenta un tubo alargado (Delprete 1999, Burger & Taylor 1994, INBio 2012, Fig. 1).

Ciclo floral, producción de polen, receptividad y posición estigmática. — Se ubicó un grupo de plantas de *C. corymbosa* en un hábitat cercano a una quebrada. De éste grupo se marcaron (según la accesibilidad) 31 inflorescencias, y de estas inflorescencias a 21 se les dio un seguimiento completo de todas las flores desde su apertura hasta la caída de la corola, que se interpretó como la senescencia o final del desarrollo de la flor. Se realizaron observaciones a las 02, 05, 07, 17 y 19 horas. El primer día de muestreo se removieron todas las flores abiertas para poder dar un seguimiento adecuado a los botones florales en las inflorescencias. A todas las flores nacidas en determinada hora se les asignaba un número dependiendo del día de nacimiento y si era de día o de noche. En cada hora establecida se evaluó: la posición del estigma con respecto a las anteras (lejos, centro, cerca), si éste tenía polen, y si estaba abierto o cerrado. Se evaluó visualmente la cantidad de polen presente en las anteras (sin polen, poco, medio, mucho). Para realizar la prueba de receptividad estigmática se tomaron en el campo flores al azar que presentaran el estigma abierto y se les agregó una gota de agua oxigenada (Keane & Inouye 1993).

Morfología floral, producción de néctar, visitantes florales. — Se recolectaron al azar flores abiertas. El análisis morfométrico se realizó en el campo tomándose: diámetro de la corola (medido según el diámetro de los pétalos) y largo de la corola, además se tomó medida del radio de apertura del estigma (Fig. 1A). Con respecto a la inflorescencia se midió el largo del pedúnculo. Se tomaron al azar flores recién abiertas que fueron tapados con bolsas de tela para evitar que los visitantes florales tuvieran acceso al néctar, esto para medir la producción de néctar, que fue tomada en el campo con un capilar de 250µL, el cual se introducía en la corola hasta extraer todo el néctar, y se marcaba para posteriormente averiguar su volumen. Los visitantes florales fueron estudiados mediante observaciones directas a las flores, en el día en periodos de 5-10min, con un descanso de 5min, por dos

días. Los visitantes nocturnos fueron grabados en una noche con una cámara de video por un periodo de cuatro horas en cuatro inflorescencias, ya que por observaciones morfológicas de la flor al parecer estos podrían ser posibles polinizadores.

Análisis estadístico. — Se realizaron pruebas Chi cuadrado para determinar independencia entre la duración de las flores y: 1) la apertura del estigma, 2) posición del estigma, 3) presencia de polen en el estigma, 4) presencia de polen en las anteras, 5) Se determinó si había independencia entre la condición de la flor y la duración de las flores. Se realizó un ANDEVA simple para analizar la relación entre la duración de las flores y las características morfométricas de las flores.

Resultados

Ciclo floral, producción de polen, presencia de polen en estigmas y ubicación estigmática. — Se observó que las flores abrían en el atardecer y las primeras horas de la noche. Se obtuvo una duración promedio de la flor de 43.63 ± 13.54 horas. La liberación del polen se dio a las 02 horas (noche). Se observó un leve cambio de coloración de blanco-verduzco a blanco crema en las flores (Fig. 1B). A las 02 horas de apertura floral el 100% de los estigmas estaban cerrados. Permanecieron cerrados hasta las 24 horas (en la tarde-noche) en donde se mantuvo un porcentaje similar de estigmas abiertos y cerrados, hasta que nuevamente se cerraban a las 36 horas (mañana) (Fig. 1B y Fig. 2; $\chi^2 = 376.49$, g.l.=5, $p < 0.001$). Los estigmas recién abiertos se encontraban lejos de las anteras, un gran porcentaje de estigmas se encontraron lejos de las anteras al cumplirse 12 horas, porcentaje que cambió con la maduración de la flor, pues a las 36 horas (mañana) común fue observar los estigmas cerca, finalmente a las 60 horas (mañana) un 96% se encontraban cerca de las anteras (Fig. 3; $\chi^2 = 637.32$ g.l.=10, $p < 0.001$). Al inicio de la apertura floral los estigmas no presentaron polen y se encontró que la mayoría de los estigmas a las 24 horas (tarde) no contienen polen, y que empiezan a tener polen entre las 36 y las 48 horas (tarde) (Fig. 4; $\chi^2 = 277.91$ g.l.=5, $p < 0.001$). La mayor presencia de polen en las anteras se dio a las 02 horas de apertura floral (noche), seguido una disminución drástica a partir de las 24 horas (tarde) (Fig. 5; $\chi^2 = 1672.33$ g.l.=15, $p < 0.001$) (ver relaciones estigma-antenas en Fig. 6).

Morfología floral, producción de néctar, visitantes florales. — Se realizaron mediciones en un total de 79 flores. Se observó que el diámetro disminuyó y que el ancho de la base de la corola aumentó conforme las flores maduraban (Fig. 7; $F_{5,73} = 4.8940$, $p = 0.0006$, $F_{5,73} = 4.8818$, $p = 0.0007$ respectivamente). La mayor parte de los visitantes diurnos fueron abejas, de la subfamilia Meliponinae, entre ellas *Meliponini sp.*, *Trigona sp.*, entre otras, además se observaron hormigas en las ramas de las plantas. Se observaron colibríes pero no se observaba contacto directo con las anteras y los estigmas. Los visitantes florales nocturnos se grabaron en un período de 3.74 horas. Se observaron abejas, mariposas nocturnas y murciélagos. Se contaron 145 murciélagos que visitaron cuatro inflorescencias (no se consiguió identificar la especie), que tuvieron un pico de actividad entre las 9:00-10:00p.m. (Fig. 8). Se midieron 23 pedúnculos de las inflorescencias, las que tuvieron una longitud promedio de 36.5 ± 0.50 cm. Se colectó néctar de 15 flores en total para un promedio de $6.81 \pm 3.60 \mu\text{L}$, colectado a diferentes horas del día y distintas horas de la apertura floral. Se observaron con mayor frecuencia a las horas del atardecer pues los colibríes en su búsqueda de néctar. Se midieron 23 estigmas de flores, se obtuvo un tamaño promedio de apertura de los estigmas de 5.04 ± 1.16 cm.

Discusión

Varias especies de plantas hermafroditas son autoincompatibles, es decir que tienen barreras genéticas y fisiológicas que obligan a la polinización cruzada, al no cruzarse con individuos relacionados entre sí (Jiménez-Durán & Cruz-García 2011). Además de esta incompatibilidad se presenta la maduración diferencial de los estigmas y las anteras, en donde los estigmas son receptivos en diferente momento en el que se da la viabilidad del polen. Esa asincronía les permite evitar la autopolinización y es conocida como dicogamia (Bertin & Newman 1993). Este fenómeno se observó en *C. corymbosa*, el polen en las anteras es viable en hasta las 24 horas de apertura de flor, pues se da un marchitamiento de las anteras y el estigma empieza a abrirse mayormente entre el primer día y el día y medio. A este fenómeno en el cual los estambres maduran antes, se denomina protandria (Imery-Buiza & Cequea-Ruiz 2008). El patrón dicogámico es el más frecuente en Rubiaceae (Bertin & Newman 1993).

Según Lloyd & Webb (1986) la separación espacial de las anteras y los estigmas cuando se da la maduración de la flor es una característica común en especies protándricas. *C. corymbosa* presenta dicogamia y una separación espacial y temporal de las estructuras masculinas y femeninas, causadas por la desecación de las anteras en las 24 horas de apertura floral, y el movimiento y apertura del estigma conforme la flor maduraba. Esto supone una estrategia para impedir la interferencia en la realización de las funciones de polen y estigmas de las angiospermas (Castro & Oliveira 2001). Con respecto al aumento del ancho de la corola y a la disminución del diámetro de la corola, posiblemente eventos relacionados a la dehiscencia de la flor, y el engrosamiento de los ovarios producto de la llegada y germinación de polen, hasta llegar el momento en el cual se cae la corola.

La morfología floral y el ciclo floral de *C. corymbosa* podría responder a un posible síndrome de polinización, la quiropterofilia; al poseer una corola tipo embudo, presentar colores pálidos verduscos y blancos, una antesis en la cual, tanto su mayor producción de polen como la apertura floral se realiza en las últimas horas del día y las primeras horas de la noche. Según Kalko & Handley (2001) los murciélagos son importantes agentes polinizadores de muchas especies en el Neotrópico, especialmente en plantas con una alta producción de néctar y de polen. Los murciélagos polinizadores son en mayor parte especies de la familia Phyllostomidae. Aún cuando *C. corymbosa* presenta una corola pequeña se han documentado especies con corolas aún más pequeñas como en *Mimosa lewisii* polinizadas por murciélagos (Vogel *et. al.* 2005), además en este mismo artículo mencionan la visita de murciélagos a *Condaminea*.

Los murciélagos al llegar a la inflorescencia tienen contacto directo con el polen y el estigma de la flor contribuyendo con el proceso de la polinización, sin ninguna interferencia pues las inflorescencias presentaron un pedúnculo de gran tamaño los que permite estar expuestas (Faegri & van der Pijl 1979). En *C. corymbosa* se dio un pico de producción de polen en la apertura de flor, en las primeras horas de la noche, posiblemente para atraer polinizadores nocturnos como los murciélagos, ya que se ha observado que en varias especies de plantas el polen puede ser una recompensa también para especies quireptorófilas (Seres & Ramírez 1995), aún cuando llegan principalmente por el néctar. Aunque no se realizó una medición eficiente del néctar, según Simmons & Wetterer (2002) la familia Rubiaceae presentan altos valores de néctar y azúcares que la hacen buen recurso para los nectarívoros. Esto se encuentra apoyado por observaciones personales que apuntan

a que la máxima producción de néctar inicia en las horas del atardecer pues los colibríes visitaron con mayor frecuencia a estas horas, y estos típicamente buscan el néctar de las flores para alimentarse (Rojas-Nossa 2007).

En esta investigación se documentó la receptividad estigmática, la disponibilidad del polen en las anteras, la observación de murciélagos, es decir; la relación de la morfología floral y la observación de murciélagos como sus posibles polinizadores. Es importante realizar para futuros trabajos mediciones del crecimiento del tubo polínico, concentración de azúcar en el néctar y el pico de producción de este, además de observar los granos de polen directamente de murciélagos colectados con redes de niebla para corroborar el papel como agente polinizador en *C. corymbosa*.

Agradecimientos

Especial agradecimiento a los profesores del curso de Biología de Campo 2012 Jorge Lobo Segura, Federico Bolaños y Eduardo Chacón por sus sugerencias y recomendaciones en la Metodología y Estadística. A mis compañeros Álvaro y Tito que me acompañaron en la toma de datos.

Bibliografía

- Barrantes, J., A. Liao & A. Rosales. 1985. Atlas Climatológico de Costa Rica. MAG-CORENA, San José, Costa Rica.
- Bertin, R.I. and C.M. Newman. 1993. Dichogamy in angiosperms. *Botanical Review* 59:112-152.
- Burger, W. & C. Taylor 1994. Flora costarricense. Rubiaceae. Fiediana Botany. Field Museum Natural History. Missouri Botanical Garden, Missouri, EEUU.
- Castro, S. 2009. Biología reproductiva y conservación del endemismo *Polygala vayredae*. *Ecosistemas* 18: 78-84.
- Castro C.C., & P. E. A M. Oliveira. 2001. Reproductive biology of the protandrous *Ferdinandusa speciosa* Pohl (Rubiaceae) in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 24:167-172.
- Delprete, P. 1999. Rondeletieae (Rubiaceae): Part I (*Rustia*, *Tresanthera*, *Condaminea*, *Picardaea*, *Pogonopus*, *Chimarrhis*, *Dioicodendron*, *Molopanthera*, *Dolichodelphys*, and *Parachimarrhis*). *Flora Neotropica* 77:1-225.
- Eynard, C. & Galetto, L. 1999. Flower structure and intraspecific variability in *Geoffroea decorticans* (Fabaceae). *Darwiniana* 37: 219-228.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon, Oxford, Inglaterra.
- Fenster, C.B., W.S. Armbruster, P. Wilson, M.R. Dudash & J.D Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 375–403.
- Freire, F. A. 2004. Botánica Sistemática Ecuatoriana, Missouri Botanical Garden, FUNDACYT, QCNE, RLB y FUNBOTANICA. St. Louis, Missouri, EEUU.
- Holdridge, L.R. 1982. Ecología basada en zonas de vida. IICA, San José, Costa Rica.

- Imery-Buiza, J., & H. Cequea-Ruiz 2008. Autoincompatibilidad y protandria en poblaciones naturalizadas de *Aloe vera* de la Península de Araya, Venezuela. *Polibotánica* 26: 113-125.
- INBio. 2012. *Condaminea corymbosa* (Ruiz & Pav.) DC. Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica. (Consultado: 27 febrero 2012, <http://darnis.inbio.ac.cr/FMPro?-DB=UBIpub.fp3&-lay=WebAll&Format=/ubi/detail.html&-Op=bw&id=7202&-Find>).
- Jiménez-Durán, K., & F. Cruz-García. 2011. Incompatibilidad sexual, un mecanismo genético que evita la autofecundación y contribuye a la diversidad vegetal. *Revista Fitotecnia Mexicana* 34: 1–9.
- Kainulainen, K., C. Persson, T. Eriksson & B. Bremer. 2010. Molecular systematics and morphological character evolution of the Condamineae (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 97: 1961–1981.
- Keans, C.A. & D.W. Inouye. 1993. *Techniques for pollination Biologist*. University of Colorado, Colorado, EEUU:
- Kalko E, & C. Handley. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology* 153:319-333.
- Lloyd, D.G. & C.J. Webb. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 135-162.
- Núñez-Avellaneda, L.A & R. Rojas-Robles. *Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos Oenocarpus bataua en los Andes colombianos*. *Caldasia* 30:101-125. 2008.
- Ollerton, J., R. Alarco, N. M. Waser, M. V. Price, S. Watts, L. Cranmer, A. Hingston, C. I. Peter & J. Rotenberry. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany* 103: 1471–1480.
- Rojas-Nossa, S. 2007. Strategies of nectar extraction by Flowerpiercers (Aves: *Diglossa* and *Diglossopsis*) and their effects on the pollination of high Andean plants. *Ornitología Colombiana* 5: 21-39.
- Seres, A., & N. Ramirez. 1995. *Biología Floral y Polinización de Algunas Monocotiledóneas de un Bosque Nublado Venezolano*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 82: 61-81.
- Silva-Montellano A. & L. E. Eguiarte. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. II. Genetic variation, differentiation, and inbreeding estimates. *American Journal of Botany*. 90:700-706.
- Simmons N.B. & A.L. Wetterer. 2002. Phylogeny and Convergence in Cactophilic Bats, pp, 87-93. *In* Fleming T. H & Valiente-Banuet (eds.). *Columnar cacti and their mutualists: Evolution, ecology, and conservation*. Chapter 5. University of Arizona Press, Tucson, EEUU.

- Taylor, C.M. 2001. Overview of the neotropical genus *Notopleura* (Rubiaceae: Psychotrieae), with the description of some new species. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 478-515.
- Vogel, S. 1990. Radiación adaptativa del síndrome floral en las familias neotropicales. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias Córdoba* 59: 5-30.
- Vogel, S, A. V. Lopes, I. C. Machado. 2005. Bat Pollination in the NE Brazilian endemic *Mimosa lewisii*: an unusual case and first report for the genus. *Taxon* 54: 693-700.
- Waser, N.M., L. Chittka, M.V. Price, N.M. Williams & J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.

Cuadros y figuras



Fig. 1: **A)** Flores de *Condaminea corymbosa*, nótese el cambio en el ancho de la corola, la flor de la izquierda es de dos días y la derecha de dos días y medio de duración. Mediciones morfométricas realizadas: DC: diámetro corola, AC: ancho de la base de la corola, LC: largo corola. **B)** Flores con cambio de coloración de blanco-verduzco a blanco-crema (nótese que la flor de la derecha ya fue polinizada, y su estigma está cerrado).

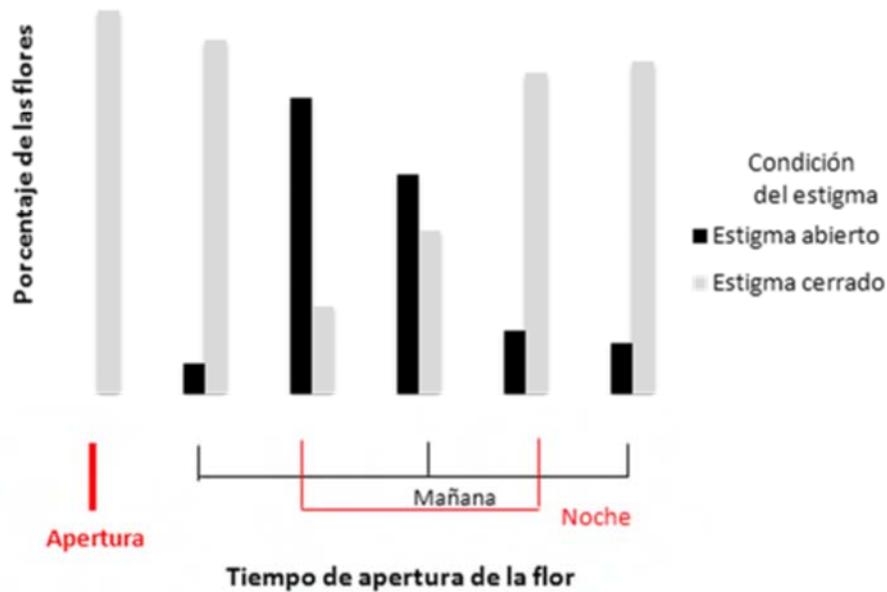


Fig. 2: Condición del estigma (abierto o cerrado) según la edad de la flor y la hora del día de *C. corymbosa*, Rincón de Osa, Costa Rica, 2012. En la figura texto en rojo se refiere a observaciones durante la noche y texto en negro a observaciones al inicio de la mañana.

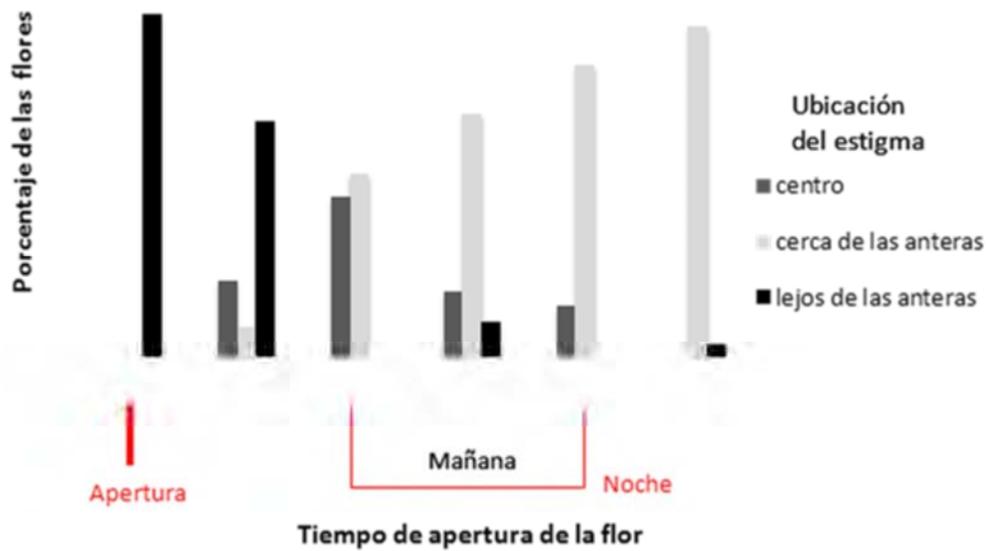


Fig. 3: Condición del estigma (en el centro, cerca o lejos de las anteras) según la edad de la flor y la hora del día de *C. corymbosa*, Rincón de Osa, Costa Rica, 2012. En la figura texto en rojo se refiere a observaciones durante la noche y texto en negro a observaciones al inicio de la mañana.

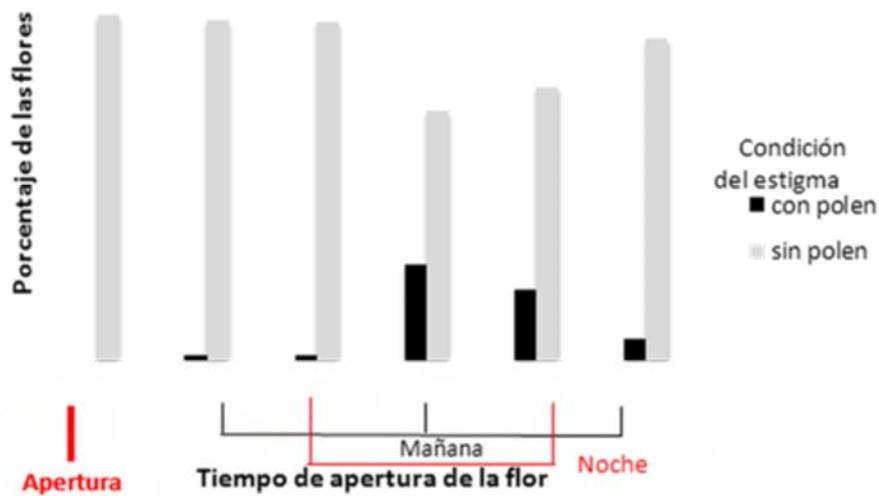


Fig. 4: Condición del estigma (con polen o sin polen en los estigmas) según la edad de la flor y la hora del día de *C. corymbosa*, Rincón de Osa, Costa Rica, 2012. En la figura texto en rojo se refiere a observaciones durante la noche y texto en negro a observaciones al inicio de la mañana.

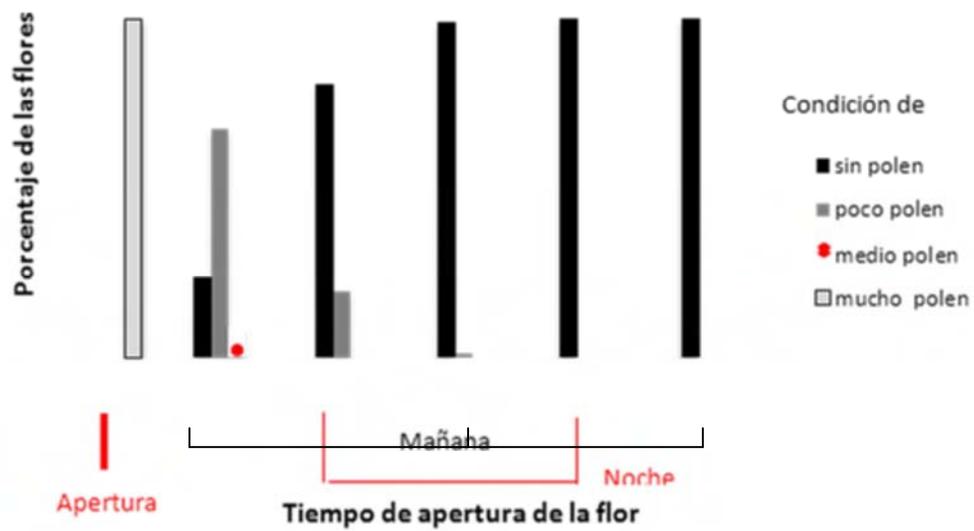


Fig. 5: Porcentaje de duración de las flores de *C. corymbosa* según la presencia del polen en las anteras, Rincón de Osa, Costa Rica, 2012. En la figura texto en rojo se refiere a observaciones durante la noche y texto en negro a observaciones al inicio de la mañana.

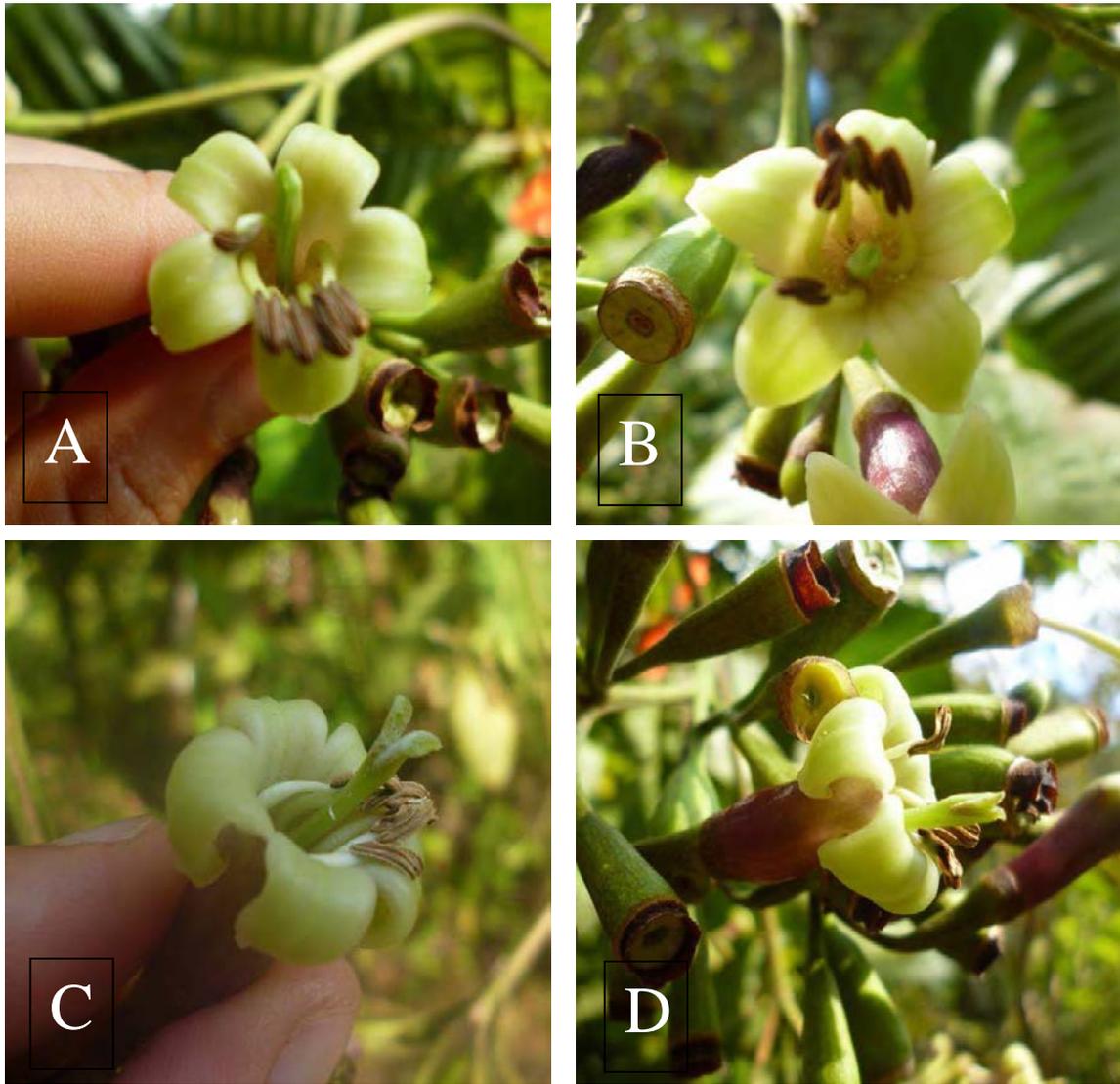


Fig.6. **A)** Estigma inmaduro cerrado y ubicado lejos de las anteras. **B)** Estigma inmaduro cerrado en centro de la flor. **C)** Estigma polinizado abierto, (nótese los granos de polen). **D)** Estigma cerrado luego de ser polinizado (señalado con flechas algunas corolas de otras flores que se han caído).

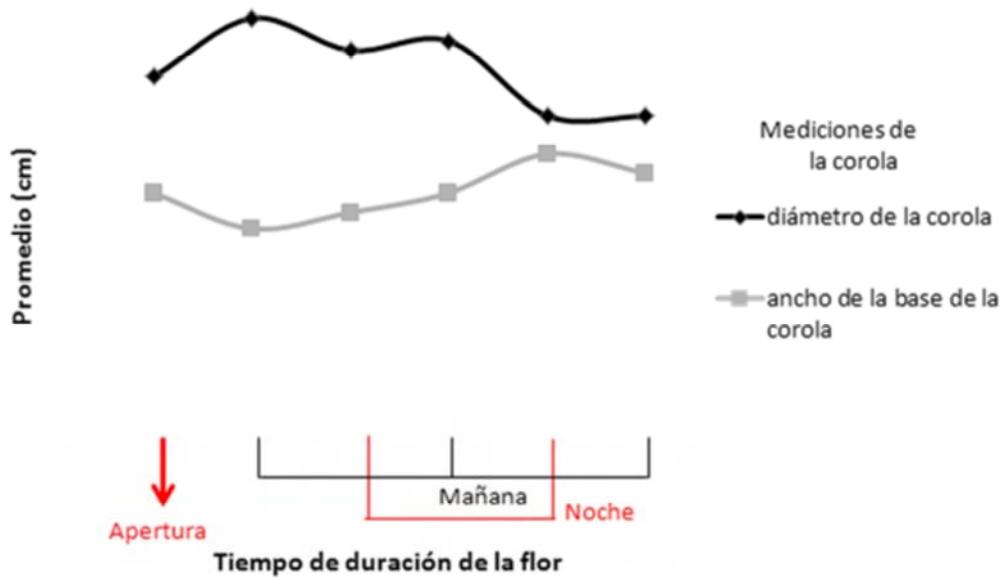


Fig. 7: Promedio del diámetro de la corola y el ancho de la base de la corola (cm) según el tiempo de duración de la flor Rincón de Osa, Costa Rica, 2012.

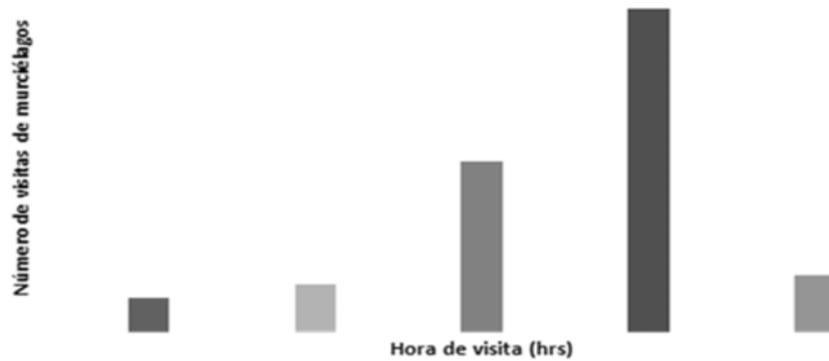


Fig. 8: Número de visitas realizadas por murciélagos a flores de cuatro inflorescencias de *C. corymbosa* según la hora de llegada, Rincón de Osa, Costa Rica, 2012.

Restauración de bosques: la eficacia de las cercas vivas en la abundancia, riqueza y diversidad de especies en un sitio con dos diferentes grados de sucesión

Raquel Bone

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; raquelbone@gmail.com

Resumen: Ante el aún vigente problema de la pérdida de bosques tropicales, la necesidad de conocer métodos efectivos que aceleren el proceso de regeneración de sitios como áreas ganaderas o potreros abandonados es creciente. Se investigó la eficacia de una antigua cerca viva de árboles de *Tabebuia* sp. como resguardo de plántulas y arbustos crecientes en un potrero en recuperación, así como la abundancia y riqueza de especies que se ven involucradas en el proceso de sucesión temprana, comparando dos áreas en distinto grado de sucesión: temprano y avanzado. Se establecieron parcelas de 2m de radio alrededor de cada árbol y una parcela control adyacente para cada uno. Además se muestrearon árboles aislados remanentes con su respectivo control en el potrero para compararlos con los de la cerca. Se encontró que la abundancia de plantas y la riqueza de especies fue mayor en la cerca viva que en las parcelas controles adyacentes y que en los árboles aislados. La riqueza de especies fue distinta entre el área en estado temprano y avanzado de recuperación. Las especies más abundantes en general fueron pertenecientes a familias con especies pioneras y de sucesión temprana como Heliconiaceae, Melastomataceae y Piperaceae, las cuales probablemente se ven beneficiadas porque sus dispersores son insectos, aves y murciélagos que utilizan la cerca viva como refugio.

Palabras clave: deforestación, regeneración, dispersores semillas, especies pioneras, sucesión temprana, hábitat.

Los bosques tropicales han sido talados a un ritmo alarmante, mucho más rápido que el avance de los estudios de su ecología. Cerca del 8% de los bosques del trópico fueron destruidos en la década de 1980 y la tendencia ha continuado un poco más lenta pero aún vigente en los años posteriores (Holl *et al.* 2000), siendo la creación de pastizales para la ganadería y la agricultura las principales razones de la deforestación en Latinoamérica (Aide & Cavelier 1994), incluyendo a Costa Rica donde cerca de la mitad del territorio (46%) está cubierto por pastos (WRI 1998).

Ante el aún vigente problema de la tala, el estudio del proceso ecológico de la recuperación de bosques cobra cada vez más peso. Aunque los esfuerzos de conservación deben concentrarse en disminuir la deforestación y en buscar fuentes alternativas económicas, al mismo tiempo, se deben desarrollar estrategias para acelerar el proceso de restauración de bosques (Holl *et al.* 2000). En la prueba de distintos métodos efectivos en otros bosques tropicales como los africanos, todo indica que la tasa de recuperación parece estar altamente determinada por interacciones de dispersores y semillas (Chapman & Chapman 1999). Las aves son de los dispersores de semillas que tienen un papel determinante en la recuperación de claros. Por ejemplo, visitan los árboles aislados remanentes que les ofrecen sombra y frutos y de esta forma transportan semillas e inician el proceso de regeneración (Slocum 2000).

Ahora bien, en una finca ganadera que haya sido abandonada para la regeneración de bosques, existen factores que deben ser tomados en cuenta como el efecto que puede tener una cerca viva que fue utilizada como separación de corrales. Esta formación de árboles conectados genera un efecto de corredor biológico que alberga un gran número de animales, pues ofrece resguardo y alimento. Al mismo tiempo, se puede ver beneficiado el proceso de restauración de un bosque pues muchos insectos, aves y pequeños mamíferos son dispersores de semillas (Robinson & Handel 1993).

El objetivo de este estudio es comprobar si la cerca viva de una finca abandonada y el grado de sucesión del hábitat en que se encuentra beneficia la abundancia, riqueza y diversidad de plántulas de árboles y arbustos para la restauración del bosque. Para estudiar el efecto de la cerca viva se realizó una comparación entre parcelas con árboles de la cerca y parcelas control adyacentes a cada árbol. Para investigar el efecto del hábitat se compararon parcelas de árboles de la cerca viva ubicadas en un área en estado temprano de recuperación denominada potrero con otra área de la misma cerca en estado más avanzado nombrada como bosque secundario. También con el fin de determinar el efecto de corredor en la cerca, se comparó el efecto de los árboles de la cerca viva contra árboles aislados remanentes en el potrero, observando cuáles presentan mayor riqueza y abundancia de plántulas a su alrededor. Además se pretende establecer si el tamaño del árbol tiene relación con la abundancia de plantas a su alrededor.

Se espera encontrar una mayor abundancia y riqueza de especies en las parcelas de la cerca viva que en las adyacentes, tanto en el área de recuperación temprana o potrero como en el área de bosque secundario. En ésta área de recuperación más avanzada, al estar más desarrollado el proceso de sucesión, se espera que la cerca viva ya no ejerza un efecto tan marcado, por lo que se predice que se observará una menor abundancia de plántulas que en las parcelas de los árboles del potrero. Se espera que las parcelas de los árboles remanentes al estar aislados tengan menor abundancia, riqueza y diversidad de especies que los de la cerca viva. Además, asumiendo que el resguardo que brinda un árbol está relacionado con su tamaño, se supone que el número de plántulas será mayor debajo de árboles más grandes.

Materiales y Métodos

La investigación se realizó del 25 al 31 de enero del 2012 en una finca ganadera en regeneración desde el año 2000, propiedad del Ministerio de Ambiente, Energía y Telecomunicaciones (MINAET), ubicado a 500m del Centro de la Fundación Neotropical en Agua Buena de Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica (08°70'15''N, 83°51'53''W, 95 msnm). El sitio cuenta con una temperatura promedio anual de 28°C, y una precipitación promedio anual entre los 3500-5500mm (Beita-Sandí & Barahona-Palomo 2010).

Se muestrearon 16 árboles en línea recta de *Tabebuia* sp. pertenecientes a una antigua cerca viva sin alambres de la finca en regeneración (Fig.1). Ocho de los árboles se encontraban en un parche de bosque secundario en recuperación más avanzada, mientras que los otros ocho se encontraban en un área en estado temprano de recuperación a la que se denominó potrero, donde algunas vacas aún pastan ocasionalmente. Además, en esta área de potrero se muestrearon ocho árboles remanentes aislados de diferentes especies (cinco de *Astronium graveolens*, un *Anacardium excelsum*, un *Terminalia* sp. y un *Buchenavia tetraphylla*).

A cada árbol de la cerca viva y a los remanentes se les realizó una parcela concéntrica de 2m de radio alrededor y una parcela control adyacente, estas parcelas control tenían las mismas dimensiones y en el caso de la cerca viva de *Tabebuia* sp., se iban alternando de lado izquierdo a derecho a lo largo de la cerca (Fig. 1). En cada parcela se procedió a contar e identificar las especies de plantas que se encontraran dentro mayores a 50cm. Se tomó medida del diámetro a la altura del pecho (DAP) con cinta diamétrica como referente del tamaño de los 24 árboles muestreados. Se utilizó un GPSmap 60CSx Garmin® para marcar la posición de cada parcela con árbol y su respectivo control. Se elaboró con estos puntos geográficos un mapa de la ubicación de los árboles en el sitio de estudio con ayuda del programa Microsoft Excel®.

Se efectuaron dos diferentes ANOVAs factoriales de dos vías, uno tenía como variables independientes el efecto de la cerca viva (parcelas de árboles de la cerca vs. parcelas control adyacentes) y el efecto del grado de sucesión del hábitat (potrero vs. bosque secundario). El otro análisis se realizó para observar si existían diferencias entre las parcelas de árboles aislados vs. árboles de la cerca viva del potrero, y el efecto del árbol vs. parcelas control adyacentes, con respecto a la abundancia de plantas, la riqueza de especies y un índice de diversidad de Shannon para las plantas de cada parcela.

Se obtuvieron las frecuencias absolutas y relativas de cada especie de planta por parcela y se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para determinar si existían semejanzas entre parcelas basándose en la composición de especies. Por último, se elaboraron regresiones lineales simples para comprobar si el tamaño del árbol tenía efecto en la abundancia de plantas según el sitio. Se utilizó JMP 7.0 ® (SAS 2007) para elaborar las pruebas estadísticas y Past ® (Hammer *et al.* 2001) para los índices de diversidad y estadística multivariada.

Resultados

Se encontró un total de 45 especies de plantas en las parcelas del área de estudio y seis morfoespecies que no pudieron ser identificadas. Se contabilizaron un total de 662 individuos dentro de todas las parcelas realizadas. Como se muestra en el Cuadro 1, entre las especies más abundantes están *Heliconia latisphata* y *H. wagneriana* (Heliconiaceae), *Acalypha* sp. y *Alchornea* sp. (Euphorbiaceae), *Miconia schlimii* y *Conostegia subcrustulata* (Melastomataceae), *Palicourea guianensis* (Rubiaceae), además de *Piper auritum* y *P. aduncum* (Piperaceae).

Las parcelas de los árboles de toda la cerca viva (tanto potrero como bosque secundario) mostraron mayor abundancia de plantas con respecto a sus parcelas control adyacentes ($F_{1/31}=12.52$; $p<0.001$; Fig.2A). La abundancia de plantas fue igual entre ambos grados de sucesión del hábitat, es decir, entre potrero y bosque secundario ($F_{1/31}=1.53$; $p>0.200$). La riqueza de especies fue distinta entre las parcelas de la cerca y las control adyacentes ($F_{1/31}=9.66$; $p<0.005$), además mostró estar afectada por el hábitat, teniendo mayor riqueza de especies el área de la cerca en bosque secundario ($F_{1/31}=8.30$; $p<0.008$; Fig.2B). El índice de diversidad de plantas también fue mayor en parcelas con árbol que en las control ($F_{1/31}=7.35$; $p<0.01$) y en el área de bosque secundario ($F_{1/31}=11.91$; $p<0.001$; Fig.2C).

Se observó mayor abundancia de plantas en las parcelas de los árboles de la cerca viva que en las parcelas de los árboles aislados remanentes del potrero ($F_{1/31}=4.51$; $p<0.05$),

además de que los árboles tanto los de la cerca como los aislados mostraron mayor abundancia de plántulas que sus respectivas parcelas control ($F_{1/31}=15.85$; $p<0.0001$; Fig.3A). Al igual, la riqueza de especies de los árboles tanto de la cerca como aislados fue mayor que en los controles adyacentes ($F_{1/31}=14.30$; $p<0.0009$), y se observó más riqueza de especies en las parcelas de los árboles de la cerca que en las parcelas de los árboles aislados ($F_{1/31}=4.30$; $p<0.05$; Fig.3B). Además, el índice de diversidad de plantas fue mayor en los árboles de la cerca y los aislados en cuanto a sus controles ($F_{1/31}=8.62$; $p<0.007$), siendo más diversa la cerca que los árboles aislados ($F_{1/31}=4.76$; $p<0.05$; Fig.3C).

En el análisis de componentes principales según la composición de especies, las parcelas se separaron de distinta manera, las parcelas del bosque secundario se agruparon por el hábitat. Mientras que en el área de potrero mostraron más semejanza las parcelas de árbol, ya fueran de la cerca o aislados, y los controles se agruparon entre sí (Fig. 4). En cuanto a la relación del tamaño de los árboles con la abundancia de especies que albergan a su alrededor, no se encontró efecto del DAP para los árboles aislados ($r^2=0.25$; $F_{1/7}=2.01$; $p>0.20$) ni para los de la cerca viva pertenecientes al área de potrero ($r^2=0.20$; $F_{1/7}=1.50$; $p>0.20$). Sí se observó un efecto del tamaño del árbol en el área de bosque secundario ($r^2=0.62$; $F_{1/7}=9.91$; $p<0.01$; Fig. 5).

Discusión

Las especies de plantas más abundantes que se encontraron son pertenecientes a familias como Melastomataceae y Piperaceae, que son dispersadas por insectos, aves y murciélagos, además de Heliconiaceae, que generalmente son colonizadoras en claros y de sucesión temprana (Peterson & Haines 2000). Estas especies que comienzan a poblar un potrero son el primer paso en el ciclo de nutrientes e interacciones biológicas que permite que la restauración se lleve a cabo, pues el proceso de sucesión ecológica observado en casos de deforestación para áreas ganaderas sigue un patrón similar a los claros naturales (Ruiz-Jaén & Aide 2005). Cabe resaltar la importancia de haber encontrado en el sector de bosque secundario plántulas de especies de árboles como *Gutteria lucens* (Annonaceae) y *Terminalia* sp. (Combretaceae), que indican que el proceso de sucesión temprana está avanzando.

La cerca viva de *Tabebuia* sp. demostró tener un efecto positivo en cuanto a la abundancia y riqueza de plántulas a su alrededor en comparación a las áreas control, lo cual parece indicar que la regeneración de la antigua finca ganadera se ve beneficiada por este tipo de separación en los corrales (Slocum 2000). La abundancia de plantas fue similar en el área de bosque secundario y potrero dentro de la cerca viva, posiblemente porque están muy cerca (Fig.1) y la distancia tan corta no permite ver patrones, además que puede que el mismo efecto de corredor biológico provoque que la abundancia sea parecida. La riqueza de especies si presentó diferencias en ambos lugares, de seguro porque el área de bosque secundario ofrece condiciones de crecimiento diferentes para plantas más adaptadas a competir por la luz como la Euphorbiaceae *Acalypha* sp. (Brudvig *et al.* 2011), donde ya el efecto de la cerca viva no es tan marcado.

Las parcelas control del área en estado de recuperación temprana no tienen sombra y protección, haciendo para las plántulas más difícil colonizar y sobrevivir (Gill & Marks 1991). Así se explica la menor abundancia y riqueza de especies de los controles que en las parcelas de los árboles. Ahora bien, se observó mayor abundancia y riqueza en los árboles

de la cerca viva que en los aislados, esto es lo que parece indicar un efecto positivo de corredor biológico de la cerca viva en la aceleración del proceso de regeneración, al crear un micro ambiente más prolongado y seguro para las plántulas (Lack 1991), así como la posibilidad de que la cerca viva cuente con mayor cantidad de luz que los árboles aislados.

En el área de estado de sucesión temprana las parcelas mostraron estar separadas por la presencia/ausencia del árbol en la parcela, resaltando el papel determinante que tiene un árbol como hábitat para plántulas (Peterson & Haines 2000). Mientras que se observó que las parcelas del área en sucesión avanzada estaban correlacionadas, esto pues el bosque secundario es un hábitat más homogéneo y la composición de especies es parecida. No se encontró una relación clara entre el tamaño del árbol y la abundancia de plántulas a su alrededor a pesar de en el área de bosque secundario si se observó un efecto, esto puede deberse al efecto en conjunto de todos los árboles adyacentes a la cerca, al estar más avanzado el estado de recuperación, se alberga una mayor cantidad de individuos (Turner 1989).

Se concluye la importancia que tiene el uso de cercas vivas en los potreros y que se necesita dar un largo y continuo seguimiento al proceso de sucesión ecológica que ocurre en estos sitios cuando son abandonados, con el fin de comprobar si estas técnicas realmente aceleran la regeneración de bosques tropicales. Además, se recomienda tomar en cuenta factores como el efecto del pasto como competidor de recursos de las plántulas, y del ganado como dispersor de semillas en potreros en regeneración donde pasten ocasionalmente (Posada *et al.* 2000), para descubrir cuáles acciones pueden beneficiar o retrasar la recuperación de estos lugares.

Agradecimientos

Se agradece a los profesores y compañeros del curso de Biología de Campo por sus sugerencias en la elaboración de este proyecto. A Eduardo Chacón por su ayuda en el proyecto, en el análisis estadístico y en la identificación de las plantas. También por su colaboración en la clasificación de las especies a Reinaldo Aguilar y a Álvaro Picado. A Jorge Lobo por sus sugerencias y ayuda en la elaboración del mapa con los puntos del GPS.

Bibliografía

- Aide, T. M. & J. Cavelier. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2: 219-229.
- Beita-Sandí, W & M. Barahona-Palomo. 2010. Físico-química de las aguas superficiales de la cuenca del río Rincón, Península de Osa, Costa Rica. *Cuadernos de Investigación UNED* 2: 157-179.
- Brudvig, L. A., C. M. Mabry & L. M. Mottl. 2011. Dispersal, not understory light competition, limits restoration of Iowa woodland understory herbs. *Restoration Ecology* 19: 24-31.
- Chapman, C. A. & L. J. Chapman. 1999. Forest restoration in abandoned agricultural land: a case study from East Africa. *Conservation Biology* 13: 1301-1311.
- Gill, D. S & P. L. Marks. 1991. Tree and shrub seedling colonization for old fields in central New York. *Ecological Monographs* 61: 183-205.

- Hammer, O., D.A. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4: 9.
- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. Lin & I. A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8: 339-349.
- Lack, A.J. 1991. Dead logs as a substrate for rain forest trees in Dominica. *Journal of Tropical Ecology* 7: 401-405.
- Peterson, C. J. & B. L. Haines. 2000. Early successional patterns and potential facilitation of woody plant colonization by rotting logs in premontane Costa Rican pastures. *Restoration Ecology* 8: 361-369.
- Posada, J. M., T. M. Aide & J. Cavellier. 2000. Cattle and weedy shrubs as restoration tools of tropical montane rainforest. *Restoration Ecology* 8: 370-379.
- Robinson, G. R. & S. N. Handel. 1993. Forest restoration on a closed landfill: rapid addition of new species by bird dispersal. *Conservation Biology* 7: 271-278.
- Ruiz-Jaén, M. C. & T. M. Aide. 2005. Restoration success: How is it being measured?. *Restoration Ecology* 13: 569-577.
- SAS. 2007. JMP® 7.0: Statistical Discovery. SAS Institute Inc. Cary, NC, USA.
- Slocum, M. G. 2000. Logs and fern patches as recruitment sites in a tropical pasture. *Restoration Ecology* 8: 408-413.
- Turner, M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 171-197.
- World Resources Institute (WRI). 1998. World Resources 1998-1999. Oxford University Press, Oxford.

Cuadros y Figuras

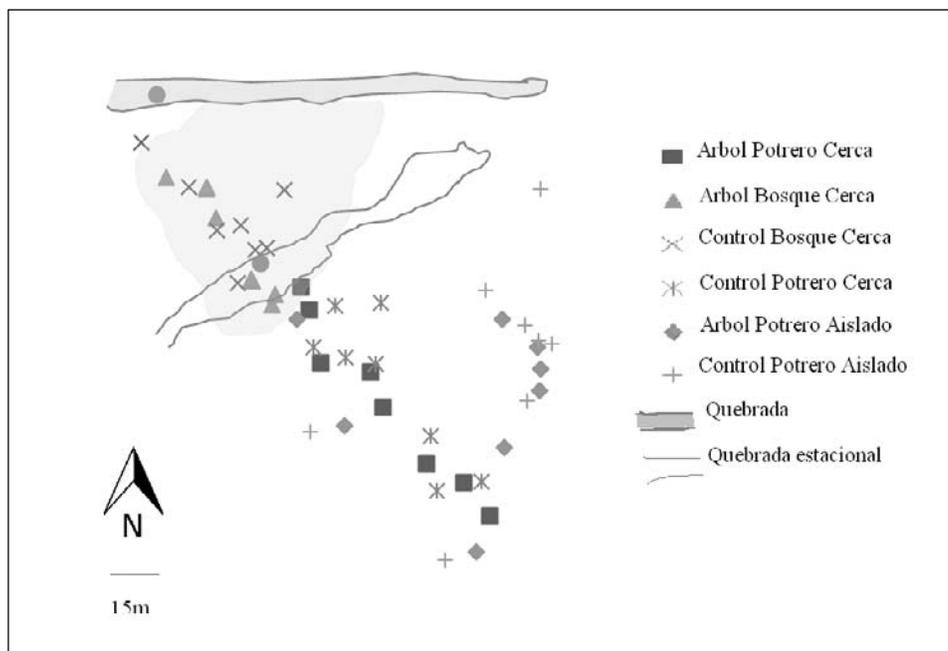


Fig. 1: Mapa realizado con puntos de sistema de información geográfica que muestra la distribución espacial de las parcelas tratamiento y control en la finca ganadera en regeneración propiedad del MINAET en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.

Cuadro 1: Lista de especies y número de individuos según el sitio de la finca en regeneración, Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.

Especie	Bosque Cerca	Potrero Aislado	Potrero Cerca	Total
Hierbas				
<i>Calathea lutea</i>	7	7	9	23
<i>Costus</i> sp.	1	0	7	8
Dilleneaceae	1	0	1	2
<i>Heliconia latisphata</i>	13	20	51	84
<i>Heliconia wagneriana</i>	21	3	16	40
<i>Hyptis</i> sp.	2	1	1	4
<i>Lantana</i> sp.	0	8	14	22
<i>Ludwigia</i> sp.	0	0	2	2
<i>Neurolaena lobata</i>	0	0	1	1
Arbustos				
<i>Acalypha</i> sp.	56	0	0	56
<i>Aegiphila panamensis</i>	3	0	0	3
<i>Alchornea</i> sp.	0	10	22	32
<i>Carloduvica</i> sp.	1	0	0	1
<i>Clidemia dentata</i>	8	3	7	18

Especie	Bosque Cerca	Potrero Aislado	Potrero Cerca	Total
<i>Conostegia subcrustulata</i>	14	2	17	33
<i>Miconia schlimii</i>	28	11	12	51
<i>Palicourea guianensis</i>	16	12	16	44
<i>Piper aduncum</i>	9	8	15	32
<i>Piper auritum</i>	18	6	8	32
<i>Piper friedrichsthalii</i>	4	0	0	4
<i>Psychotria</i> sp.	4	0	0	4
<i>Smilax</i> sp.	3	0	0	3
Arboles				
<i>Anacardium excelsum</i>	6	1	0	7
Annonaceae	1	0	0	1
<i>Aspidosperma myristicifolium</i>	8	5	0	13
<i>Astronium graveolens</i>	1	0	0	1
Boraginaceae	0	1	0	1
<i>Brosimum costaricanum</i>	10	0	0	10
<i>Calophyllum brasiliense</i>	1	5	2	8
<i>Cecropia</i> sp.	1	1	0	2
<i>Citrus</i> sp.	4	3	3	10
<i>Clusia</i> sp.	1	0	0	1
<i>Erythrina</i> sp.	1	0	0	1
<i>Guatteria lucens</i>	21	2	2	25
<i>Inga</i> sp.	2	0	0	2
Lauraceae	1	0	0	1
<i>Luehea</i> sp.	1	0	2	3
<i>Ocotea</i> sp.	1	0	0	1
<i>Psidium guayava</i>	2	9	12	23
<i>Rhodostemonodaphne kunthiana</i>	1	0	0	1
Sapindaceae	2	0	0	2
<i>Spondias</i> sp.	0	1	1	2
<i>Terminalia</i> sp.	26	0	1	27
<i>Virola surinamensis</i>	5	0	0	5
<i>Vitex cooperi</i>	1	1	0	2
No ident.1	0	0	3	3
No ident.2	0	0	6	6
No ident.3	0	0	2	2
No ident.4	0	0	1	1
No ident.5	0	1	0	1
No ident.6	0	1	0	1
Total	306	122	234	662

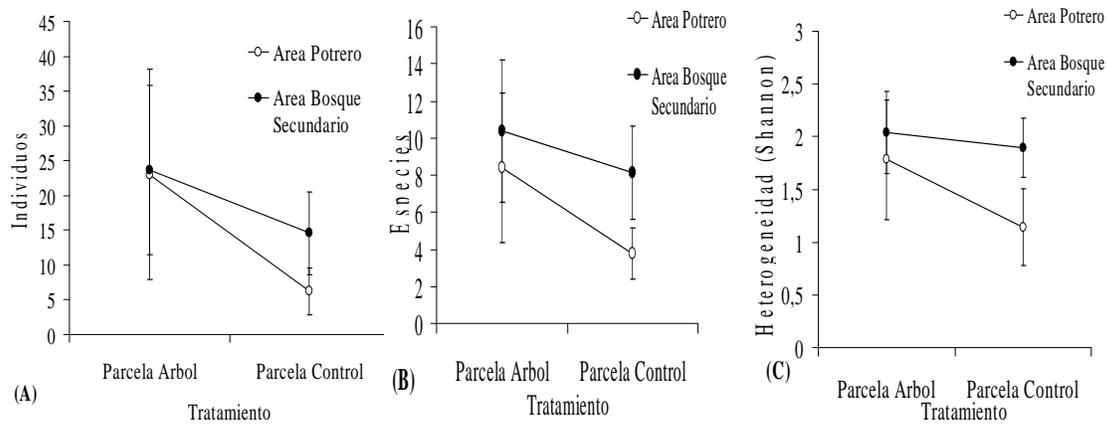


Fig. 2: Promedio y desviación estándar para la abundancia de individuos (A), la riqueza de especies (B) y el índice de diversidad de Shannon (C) para las parcelas de árbol y sus controles según el hábitat del área de la cerca viva en la finca en regeneración en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.

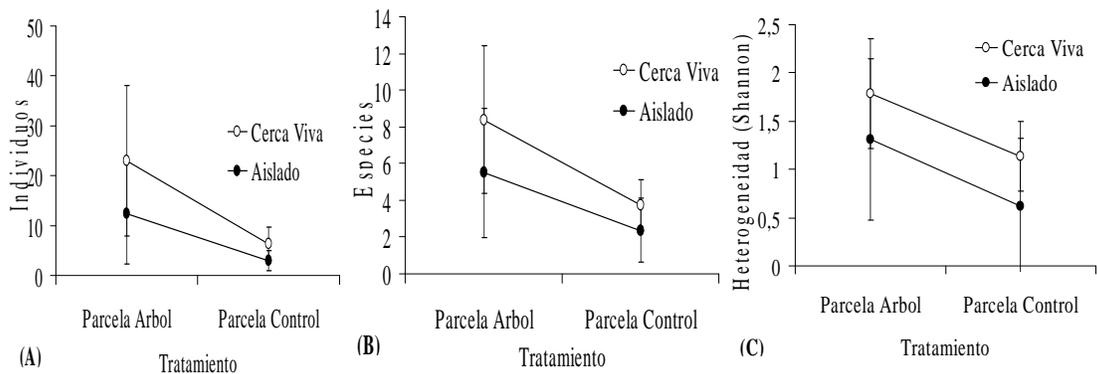


Fig. 3: Promedio y desviación estándar para la abundancia de individuos (A), la riqueza de especies (B) y el índice de diversidad de Shannon (C) para las parcelas de árboles pertenecientes a la cerca viva vs. remanentes aislados y sus respectivas parcelas control en el área de potrero en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.

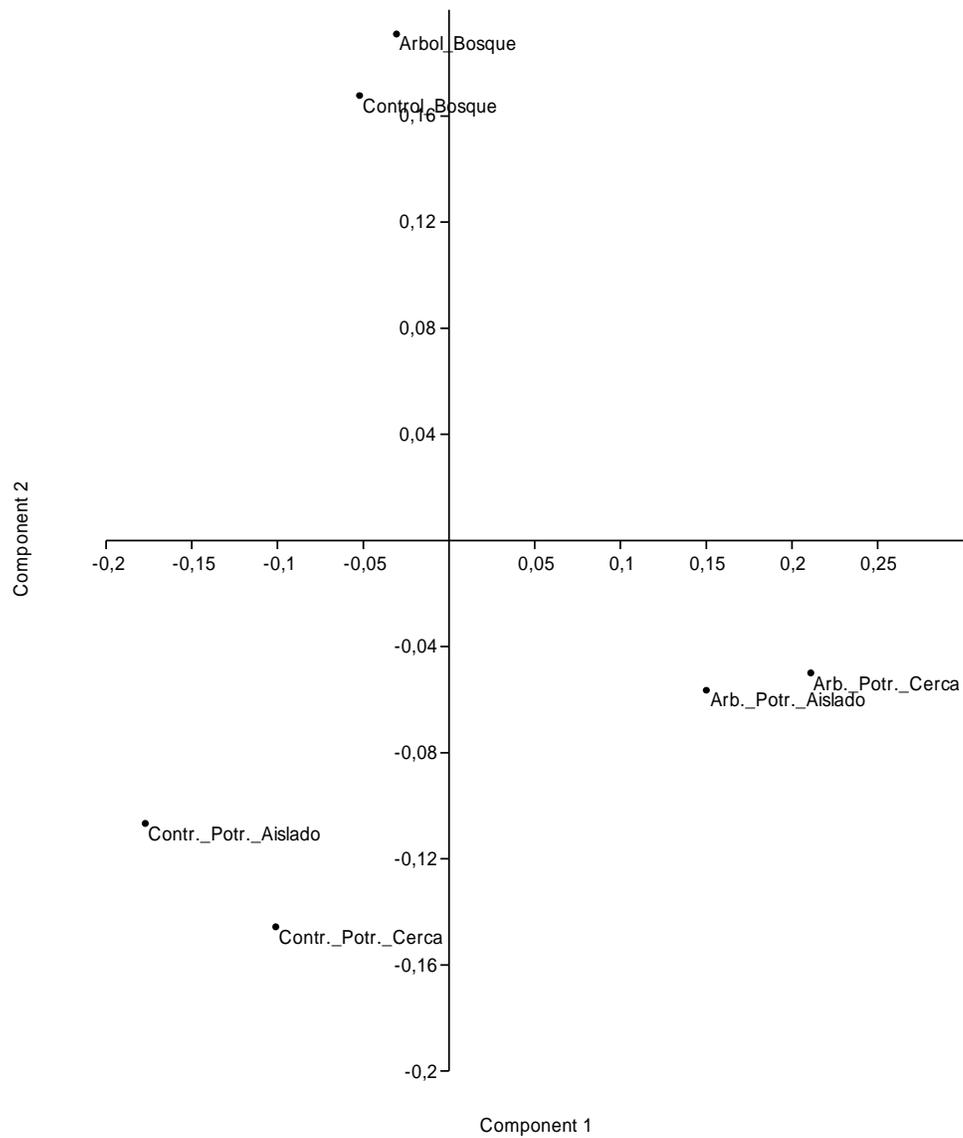


Fig. 4: Análisis gráfico del agrupamiento de parcelas en los componentes principales según la composición de especies encontradas en el estudio en la finca ganadera en regeneración en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica.

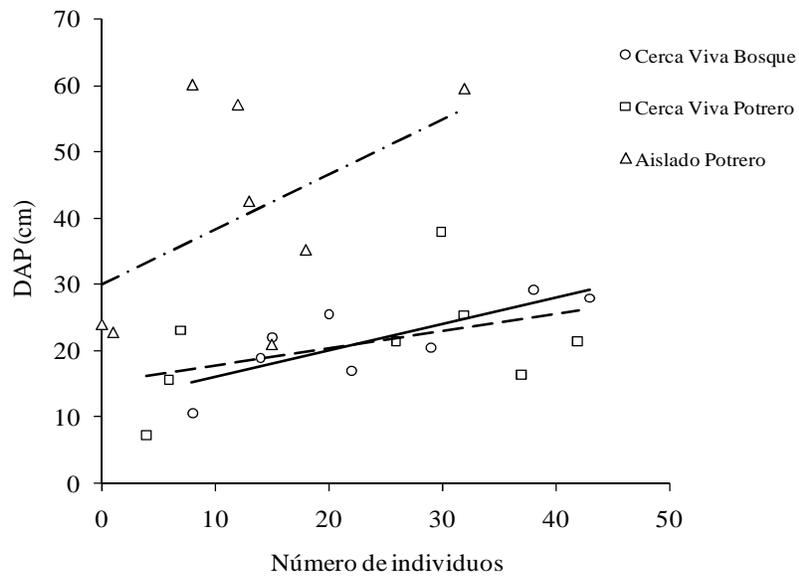


Fig. 5: Relación entre el número de plantas en las parcelas y el tamaño (DAP) de los árboles pertenecientes al sector bosque del potrero en Agua Buena de Rincón de Osa, Costa Rica. Las líneas representan la recta de regresión entre el número de individuos y el DAP. La línea continua son las parcelas bajo árboles de la cerca viva en el bosque secundario ($y=0.40x+12.08$, $r^2=0.62$), la línea de rayas y puntos son los árboles aislados del potrero ($y=0.83x+29.92$, $r^2=0.25$) y la línea de rayas son las parcelas bajo árboles de la cerca viva en el potrero ($y=0.26x+15.16$, $r^2=0.20$).

Macroinvertebrados asociados a la parte interna de las raíces del mangle rojo (*Rhizophora mangle*), en el manglar de Rincón de Osa, Costa Rica

Victoria Bogantes Aguilar

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, vikbogantes79@gmail.com

Resumen: Las raíces y los tallos de los árboles de mangle constituyen frecuentemente el único sustrato adecuado para la fijación de ciertas larvas y organismos, permitiendo el desarrollo de una biota diversa. Los manglares de la costa pacífica de Costa Rica están formados en su mayoría por la especie *Rhizophora mangle* Linnaeus, 1753, cuyas raíces en zancos sirven de sustrato y hábitat a organismos permanentes o transitorios. El objetivo del presente trabajo fue determinar los grupos faunísticos de macroinvertebrados asociados dentro de las raíces *R. mangle*, en el manglar de Rincón de Osa. Las raíces recolectadas fueron clasificadas en tres tipos según el grado de descomposición en donde el estado I eran raíces sanas y el estado III las más descompuestas. Se recolectó un total de 30 raíces (10 de cada tipo), que se colocaron en bolsas. A dichas raíces se les quebró su corteza y se extrajo su parte interna la cual se lavó y tamizó a 500 μm , los organismos retenidos en el tamiz fueron identificados y cuantificados. Se encontró un total de 16 taxones de macroinvertebrados, y un total de 2423 individuos. El mayor número de individuos se encontró en las raíces del tipo II, siendo los poliquetos y los anfípodos los grupos dominantes. Según la composición de especies hay una clara separación entre las raíces en estado de descomposición I con respecto a las raíces en estado II y III, sin embargo, estas últimas se asemejan mucho entre sí, se obtuvo una mayor diversidad (H') asociada a las raíces con el mayor estado de pudrición. Además, las raíces tipo I poseen pocos individuos capaces de habitar en ellas, sin embargo la cantidad de fauna asociada aumenta una vez que estas raíces comienzan a ser dañadas y descomponerse, ya que son colonizadas por una mayor cantidad de individuos. Los poliquetos y los anfípodos resultaron los grupos de mayor abundancia en las raíces tipo II y III, no así las raíces en buen estado que se encontraron habitadas casi exclusivamente por copépodos y anfípodos.

Palabras clave: microhábitas, diversidad, descomposición, poliquetos, isópodos.

Los manglares constituyen un importante recurso forestal, son árboles que sostienen la biodiversidad de los ecosistemas costeros tropicales, en los humedales forestales intermareales y áreas de influencia tierra adentro. Estos se desarrollan en sustratos lodosos y en suelos inundables con bajas concentraciones de oxígeno (Kathiresan & Bingham 2001). La forma de intercambio gaseoso entre las raíces y los sedimentos, junto a la tolerancia del manglar a condiciones osmóticas extremas, le han permitido la colonización exitosa de un ambiente exigente (Quiceno & Palacio 2008). Los bosques de manglar actúan como trampa de nutrientes y materia orgánica, constituyen biofiltros de las aguas continentales e igualmente consolidan el terreno al depositarse sedimentos entre sus raíces (Prüsmann & Palacio 2008), además de ser hábitat para muchas especies de organismos.

En la biota de la región costera, los diferentes estadios de ciertos invertebrados requieren un sustrato sólido para fijarse y continuar su desarrollo, por lo que muchas poblaciones animales dependen de los manglares como sustrato en alguna o varias etapas de su ciclo de vida (Márquez & Jiménez 2002). Las raíces y los tallos de los árboles de

mangle constituyen frecuentemente el único sustrato adecuado para la fijación de larvas y organismos en estos ambientes, adicionalmente, las raíces de mangle generan microhábitats que permiten el desarrollo de una biota diversa (García & Palacio 2008). Sin embargo esta disponibilidad de sustrato es restringida, ocasionando competencia espacial entre organismos.

Esta escasez de sustrato a su vez, puede ser superada por ciertas especies a través de adaptaciones morfológicas y químicas especializadas (Reyes & Hernando 1992). Por ejemplo, algunos moluscos de la familia Teredinidae poseen un vértice dentado en la concha lo que les permite degradar la madera mediante acciones mecánicas, otros secretan enzimas que degradan la celulosa y facilita la penetración de estos bivalvos en sustratos maderables (Cantera 2010).

Los manglares de la costa pacífica de Costa Rica son sistemas cuyos bosques están formados en su mayoría por la especie *Rhizophora mangle* Linnaeus, 1753. Esta especie está sujeta más intensamente a los efectos de las mareas, además de ser una especie pionera en los manglares, ya que está bien adaptada para soportar los extremos de salinidad que resultan intolerables para otras plantas (Castaing *et al.* 1980).

Las raíces de mangle en forma de zancos sirven de sustrato y hábitat a organismos permanentes o transitorios que pueden presentar mecanismos de adaptación a las variaciones de salinidad y temperatura, además de resistir a desecación e inmersión. (Romero-Murillo & Polanía 2008).

Los árboles de mangle están expuestos a factores abióticos como la contaminación, viento, oleaje entre otros, y factores bióticos como parásitos, edad del árbol, enfermedades, las cuales se consideran de las principales causas de muerte de un árbol. Los troncos o madera en descomposición proporcionan el establecimiento de gran cantidad de organismos, y es un factor importante en la colonización de invertebrados, incrementando la diversidad estructural en los ecosistemas (De la Piedra 2004).

Se conocen varios estudios descriptivos de la fauna asociada a las raíces de mangle (Marquez & Jiménez 2002, Quiceno & Palacio 2008, Cromoto 2009), sin embargo estos se centran solamente en la fauna que habita sobre la superficie de las mismas, mientras que las comunidades de fauna residente dentro de las raíces ha sido poco estudiada. Por otra parte, no se han realizado estudios que describan la fauna asociada en el manglar de Rincón de Osa, en el Pacífico Sur de Costa Rica.

El objetivo del presente trabajo fue determinar los grupos faunísticos de macroinvertebrados asociados dentro de las raíces del mangle rojo (*Rhizophora mangle*), así como cuantificar la presencia de estos grupos según el estado de descomposición de la raíz, en el manglar de Rincón de Osa. Dado que las raíces en buen estado son difíciles de perforar, se espera que estas posean pocos microhábitats disponibles y por lo tanto una menor cantidad de organismos en comparación con las otras raíces.

Materiales y métodos

El trabajo de campo se llevo a cabo los días 23, 25 y 28 de enero del 2012, en el manglar de Rincón de Osa (8°41'27.55"N, 83°28'7.60"W). Este manglar se ubica en el sur de la costa Pacífica y está influenciado por la desembocadura del río Rincón, con un gran aporte de agua dulce debido a la alta y continua precipitación durante todo el año, lo que

disminuye la concentración de salinidad en los suelos y favorece la vegetación del manglar. Este sitio se clasifica como bosque tropical húmedo, según el sistema de zonas de vida de Holdridge, con abundantes precipitaciones y altas temperaturas y una breve estación seca durante los meses de diciembre a marzo (Lobo & Bolaños 2005).

Para la recolecta de raíces de *Rhizophora mangle*, se eligieron raíces bifurcadas y que estuvieran en contacto con el sedimento, y cada raíz se cortó cerca del punto de bifurcación. Estas fueron clasificadas en tres tipos según el grado de descomposición de las mismas. Las raíces en estado I eran raíces sanas en buen estado y difíciles de abrir, las raíces en estado II tenían mal olor debido a que la madera empezaba a descomponerse pero igualmente eran difíciles de perforar. Finalmente las raíces en estado III se perforaban fácilmente con un cincel y en muchos casos este no era necesario ya que estas se partían con fácilmente, generalmente tenían huecos por dentro, además no tenían mal olor.

De esta manera se recolectaron en bolsas plásticas, 10 raíces de cada estado de descomposición. En el laboratorio a cada raíz se le tomaron los datos de diámetro y longitud, con estos datos se calculó el área (según el área de un cilindro) para cada raíz. Estas se abrieron por la mitad con la ayuda de un martillo y un cincel, para extraer la parte de interna de cada raíz, y se lavó a través de un tamiz de 500 μm para poder conservar solamente la macrofauna. Cada muestra se observó en un estereoscopio y se extrajeron los organismos, los cuales se conservaron en etanol al 70%, para luego separar y cuantificar los macroinvertebrados.

Para el análisis de datos se utilizó la densidad de organismos por raíz, con el fin de estandarizar los datos, debido a las diferencias de tamaño entre las raíces. Así mismo para el número de taxones por raíz. Se compararon las densidades de todos los organismos encontrados en cada tipo de raíz (I, II y III), así como las densidades de cada taxón según el tipo de raíz. Se realizó una prueba Kruskal-Wallis para probar si hay diferencias entre las raíces con respecto a la densidad de individuos obtenido para cada tipo de raíz, y un análisis de varianza para determinar si el número de taxones obtenido difiere según el tipo de raíz. Además se hizo una prueba Tukey para el número de taxones por tipo de raíz.

Se realizó un análisis de conglomerados de unión promedio, con el índice de Morisita, para ver tendencias de agrupación según la similitud en la composición de especies tipo de raíz, además se calculó el índice de diversidad Shannon-Weaver (H') para cada tipo de raíz, para estos análisis se utilizó el software estadístico Past (Hammer *et al.* 2001).

Resultados

Se cuantificaron 2423 individuos distribuidos en 16 taxones, de acuerdo al número de organismos los poliquetos y los anfípodos fueron los más abundantes que acumularon el 53% de la fauna, mientras que los cumáceos y sipuncúlidos fueron los de menor abundancia (Cuadro 1). Las raíces en buen estado (I) presentaron la menor cantidad de especímenes, ya que en algunas de estas raíces no se encontró ningún organismo ($H: 13.62$, $p < 0.001$, Cuadro 1, Fig. 1), más del 90% de la fauna cuantificada se encontró en las raíces con estados de pudrición II y III (Cuadro 1, Fig. 1). Se obtuvieron densidades entre los 0 a los 2449 individuos por metro², las raíces en estado de pudrición II presentaron las mayores densidades de organismos, con un promedio de 900 individuos por metro² (Fig. 1).

Se obtuvo 1 a 7 taxones diferentes en promedio por m² según el tipo de raíz (Fig. 2). Hay diferencias en el número de taxones según el tipo de raíz ($F_{2,9}= 37.31$, $p<0.001$). Las raíces con menor grado de pudrición (I) tienen menos taxones que las raíces levemente descompuestas (II) ($p<0.0001$), y que las raíces en avanzado estado de descomposición (III) ($p<0.0001$). No se encontró diferencias entre las raíces II y III ($p=0.89$, Fig. 2).

Los anfípodos, cangrejos (decápodos) y copépodos fueron los únicos organismos que se encontraron en los tres tipos de raíces (Cuadro 1), no así para los otros grupos ya que la mayoría de ellos está ausente en las raíces en buen estado, con excepción de las esponjas. Los copépodos y los isópodos fueron los grupos dominantes de las raíces en buen estado, mientras que los poliquetos y los anfípodos fueron los más abundantes en las raíces en estado de descomposición II y III (Cuadro 1).

El análisis de conglomerados, muestra una clara separación de las raíces en estado de descomposición I con respecto a las raíces en estado II y III, sin embargo las raíces del tipo II y III se asemejan mucho entre sí lo que no deja ver diferencias entre estas (Fig. 3). Se obtuvo una mayor diversidad (H') asociada a las raíces con el mayor estado de pudrición, aunque esta fue muy similar para las raíces en estado intermedio (Cuadro 2).

Discusión

Hay una amplia fauna que aprovecha las raíces del *R. mangle*, las cuales son capaces de soportar altas densidades de organismos que las utilizan como sitio de refugio, alimentación y/o reproducción. Si se compara con otros estudios realizados (Reyes & Hernando 1992; Cedeño *et al.* 2010), la cantidad de macroinvertebrados encontrados en la parte interna de la raíz pareciera ser mayor que los encontrados en la superficie de la misma. Esto puede deberse a que en la parte interna de las raíces hay mayor cantidad y diversidad de microhábitats disponibles, debido a perforaciones y estructuras realizadas por otros organismos, esta zona además provee comida y un mayor refugio ante condiciones ambientales como oleaje y desecación y contra posibles depredadores (Kon 2007).

Las raíces en buen estado, son un sustrato duro lo que imposibilita daños y perforaciones por parte de la mayoría de los organismos, además las raíces sanas o en buen estado presentan múltiples defensas químicas (Perry & Brusca 1989), haciéndolas poco atractivas para los organismos. Aun así, se conocen invertebrados perforadores, como por ejemplo los isópodos, los cuales utilizan las raíces como sustrato y como alimento ya que se alimenta de ellas o del sedimento que se adhiere a estas, así como de otros organismos que llegan a las raíces (Perry 1988). La presencia de isópodos en raíces en buen estado se ha encontrado en otros estudios (Perry 1988, Perry & Brusca 1989), ya que estos pueden ser de hábitos perforadores que luego utilizan las raíces como madrigueras (Perry & Brusca 1989).

A diferencia las raíces en estado de pudrición II y III presentan un mayor efecto de daños ocasionados por el ambiente y por los individuos, facilitando el establecimiento de otro tipo de invertebrados que además aprovechan los espacios abandonados por otros (Romero-Murillo & Polanía 2008), lo cual se evidencia en este estudio ya que la mayoría de taxones identificados se encontraron en este tipo de raíces.

Los poliquetos al igual que en otros estudios resultaron ser el grupo dominante ya que ocupan rápidamente los espacios disponibles, impidiendo a otros organismos como por ejemplo los moluscos que permanezcan en ellas (Romero-Murillo & Polanía 2008). Los

crustáceos por su parte se asientan en sustratos estables, en al menos alguna etapa de su ciclo de vida (Wilson 1989). En este sentido los crustáceos se encontraron tanto en estados juveniles y adultos, además algunos tanaidáceos y copépodos tenían huevos indicando que estos organismos podrían estar utilizando las raíces como sitios para su reproducción.

A pesar que el índice de diversidad resultó mayor para las raíces en estado III, este dato fue ligeramente mayor que el obtenido en las raíces del tipo II. Además la cantidad de organismos también fue similar para ambas raíces, por lo que no se encuentran diferencias en cuanto a la abundancia y diversidad de los organismos que habitan estas raíces. Probablemente la dureza de las raíces sea de los principales factores que limitan la colonización de diversos invertebrados, así como defensas químicas del árbol, por lo que una vez que estas comienzan a descomponerse se facilita el establecimiento de los individuos.

La parte interna de las raíces de *R. mangle* es utilizada por una gran diversidad de macroinvertebrados ya sea como refugio, alimentación y en algunos casos para reproducción como los anfípodos y tanaidáceos. Se encontró que estas poseen pocos individuos que son capaces de habitar en las raíces sanas, sin embargo la cantidad de fauna asociada aumenta una vez que estas raíces comienzan a descomponerse ya que son colonizadas por la mayoría de los individuos que las habitan. Los poliquetos y los anfípodos resultaron los grupos de mayor abundancia en las raíces tipo II y III, no así las raíces en buen estado que se encontraron habitadas casi exclusivamente por isópodos y copépodos considerados como organismos pioneros en la colonización de las mismas.

Agradecimientos

Agradezco a los profesores Eduardo Chacón, Jorge Lobo y Federico Bolaños, así como a Beatriz Willink y todos mis compañeros por sus comentarios y sugerencias, y principalmente a Andrés y Darha, por acompañarme en los muestreos en el manglar. Agradezco también a Jeffrey Sibaja por sus consejos durante el diseño del muestreo.

Bibliografía

- Cantera, J. 2010. Bivalvos perforadores de madera (mollusca: Teredinidae, pholadidae) en la Costa Pacífica Colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 34: 277-288
- Castaing, A., J. Jiménez & C. Villalobos. 1980. Observaciones sobre la ecología de manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica y su relación con la distribución del molusco *Geloina inflata* (Philippi) (Pelecypoda : Corbiculidae). *Revista Biología Tropical* 28: 323-339
- Cedeño, J., M. Jiménez, L. Pereda & T. Allen. 2010. Abundancia y riqueza de moluscos y crustáceos asociados a las raíces sumergidas del mangle rojo (*Rhizophora mangle*) en la laguna de Bocaripo, Sucre, Venezuela. *Revista Biología Tropical* 58: 213-226
- Cromoto, J. 2009. Epibiontes asociados a las raíces sumergidas del mangle rojo (*Rhizophora mangle*) de la laguna de Bocaripo, Guayacán, Estado Sucre, Venezuela. Tesis de Licenciatura, Universidad de Oriente, Cumaná

- De la Piedra, G. 2004. Sucesión de invertebrados en troncos en descomposición en Cuetzalan del Progreso, Puebla, México. Tesis de Licenciatura, Universidad de las Américas Puebla, Puebla
- García, J. & J. Palacio. 2008. Macroinvertebrados asociados a las raíces sumergidas del Mangle Rojo (*Rhizophora mangle*) en las bahías Turbo y El Uno, Golfo de Urabá (Caribe Colombiano). *Gestión y Ambiente* 11: 55-66
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & P.D. Ryan, 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9.
- Kathiresan, K. & B. L. Bingham. 2001. Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems. *Advances in marine biology* 40: 81-251
- Kon, K., H. Kurokura & K. Hayashizak. 2007. Role of microhabitats in food webs of benthic communities in a mangrove forest. *Marine Ecology Progress Series*. 340: 55-62
- Lobo, J. & F. Bolaños. 2005. Introducción: pp. 13-17. In: J. Lobo Segura & F. Bolaños (eds). *Historia Natural de Golfito*. INbio. Costa Rica.
- Márquez, B. & M. Jiménez. 2002. Moluscos asociados a las raíces sumergidas del mangle rojo *Rhizophora mangle*, en el Golfo de Santa Fe, Estado Sucre, Venezuela. *Revista Biología Tropical* 50: 1101-1112
- Perry, D. & R. Brusca. 1989. Effects of the root-boring isopod *Sphaeroma peruvianum* on red mangrove forests. *Marine Ecology Progress Series* 57: 287-292
- Perry, D. 1988. Effects of associated fauna on growth and productivity in the red mangrove. *Ecological Society of America* . 69: 1064-1075
- Prüsmann, J. & J. Palacio. 2008. Colonización de moluscos y crustáceos en raíces de mangle rojo en una laguna costera de la punta norte del golfo de Morrosquillo. *Gestión y Ambiente* 11: 77-86
- Quiceno, P. & J. Palacio. 2008. Aporte al conocimiento de los macroinvertebrados asociados a las raíces del Mangle (*Rhizophora mangle*) en la cienaga la Boquilla, municipio de San Onofre, Sucre. *Gestión y Ambiente* 11: 67-78
- Reyes, R. & N. Hernando. 1992. Macroinvertebrados colonizadores de raíces de *Rhizophora mangle* en la bahía de Chengue, Caribe colombiano. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras* 21: 101-116
- Romero-Murillo, P. & J. Polanía. 2008. Sucesión temprana de la taxocenosis Mollusca-Annelida-Crustacea en raíces sumergidas de mangle rojo en San Andrés Isla, Caribe colombiano. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 43: 63-74
- Silva, M. 2005. Manglares: p. 55-66. In: Lobo, J. & F. Bolaños (eds.), *Historia Natural de Golfito Costa Rica*, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio
- Wilson, K. 1989. Ecology of mangrove crabs: predation, physical factors and refuges. *Bulletin of marine science* 44: 263-273

Cuadros y figuras

Cuadro 1. Abundancia de individuos por grupo taxonómico encontrada según el tipo de raíz de *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) en el manglar de Rincón, Osa, Puntarenas. I: raíces en buen estado, II: raíces en estado medio de descomposición, III: raíces con alto grado de descomposición.

Taxón	Tipo de raíz		
	I	II	III
Filo Porifera	---	---	4
Filo Arthropoda			
Sub filo Crustacea			
Orden Decapoda	1	12	9
Orden Cumacea	---	2	---
Orden Tanaidacea	---	91	45
Orden Isopoda	28	10	15
Orden Anfipoda	3	355	290
Subclase Copepoda	125	10	31
Subclase Ostracoda	---	197	128
Subfilo Cheliceriformes			
Orden Acari	---	36	40
Subfilo Hexapoda			
Orden Collembola	---	7	1
Orden Diptera	---	103	93
Orden Coleoptera	---	23	21
Filo Nematoda	---	10	5
Filo Sipuncula	---	1	2
Filo Annelida			
Clase Polychaeta	---	382	282
Filo Mollusca			
Clase Bivalvia	---	19	42

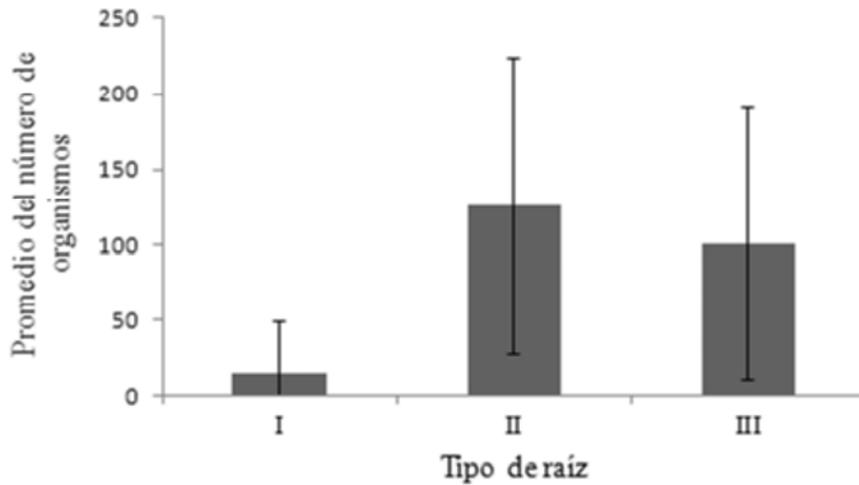


Fig. 1. Promedio y desviación estándar del número de individuos de macroinvertebrados, asociados a las raíces del mangle rojo (*Rhizophora mangle*) tipo de raíz (I: raíces en buen estado, II: raíces en estado medio de descomposición, III: raíces con alto grado de descomposición.), en Rincón de Osa, Puntarenas, 2012

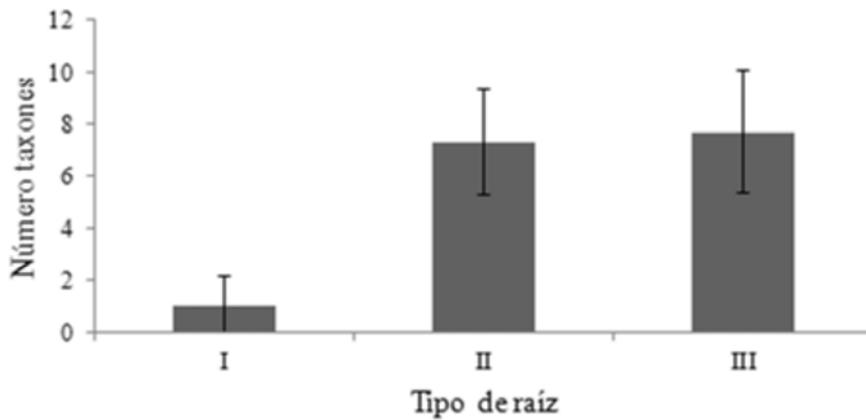


Fig. 2. Promedio y desviación estándar del número de taxones de macroinvertebrados, asociados a las raíces del mangle rojo (*Rhizophora mangle*) según el tipo de raíz (I: raíces en buen estado, II: raíces en estado medio de descomposición, III: raíces con alto grado de descomposición), de los macroinvertebrados en Rincón de Osa, Puntarenas, 2012

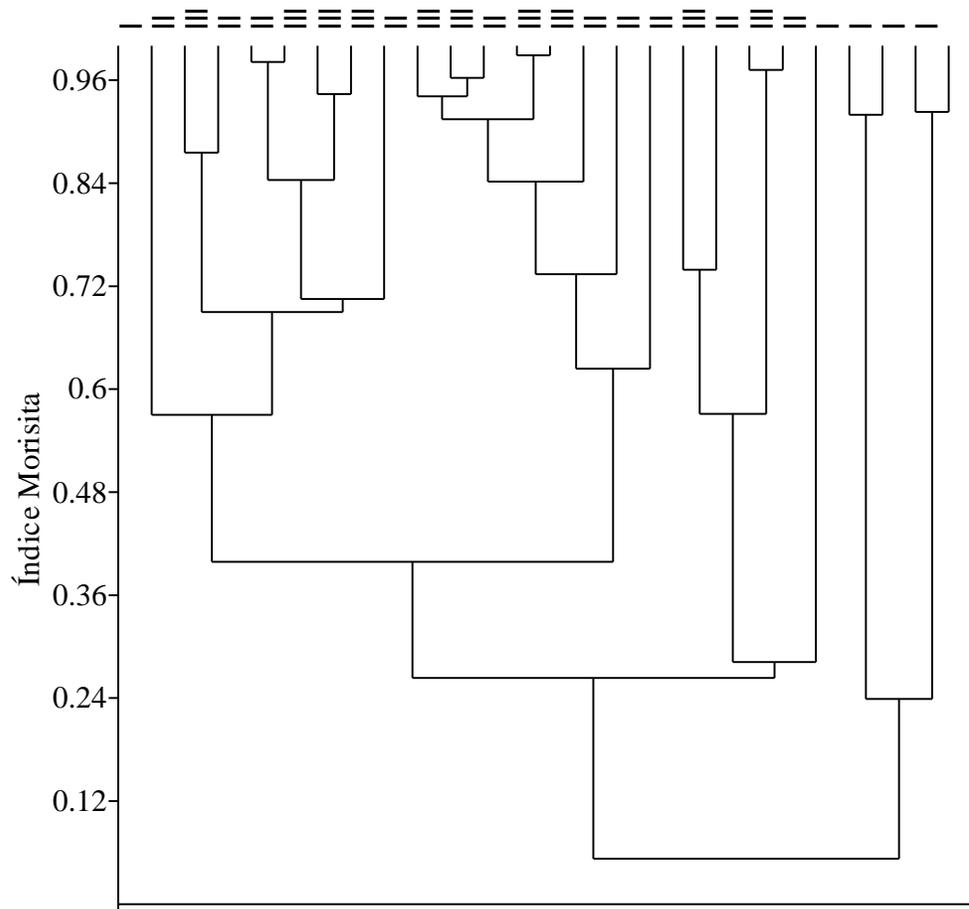


Figura 3. Análisis de conglomerados basado en el índice de similitud de Morisita de las comunidades de macroinvertebrados encontradas en las raíces de mangle rojo (*Rhizophora mangle*) según el grado de pudrición de las raíces (I: raíces en buen estado, II: raíces en estado medio de descomposición, III: raíces con alto grado de descomposición), en Rincón de Osa, Puntarenas, 2012.

Cuadro 2. Riqueza de taxones, individuos y heterogeneidad según índice de diversidad de Shannon-Wiener de los macroinvertebrados asociados a las raíces de mangle rojo (*Rhizophora mangle*) para cada tipo de raíz según el grado de pudrición (I: raíces en buen estado, II: raíces en estado medio de descomposición, III: raíces con alto grado de descomposición.) en Rincón de Osa, Puntarenas, 2012.

	Tipo de Raíz		
	I	II	III
No. taxones	4	15	15
No. Individuos	157	1258	1008
H'	0.5968	1.847	1.956
J	0.4305	0.682	0.7223

***Sphaeroma peruvianum* (Isopoda: Sphaeromatidae) en un manglar en Golfo Dulce, Costa Rica: su efecto sobre las ramificación en raíces de *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae)¹**

Andrés Beita

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; abeitaj@gmail.com

Resumen: en varias especies de isópodos de la familia Sphaeromatidae se ha reportado una estrategia de cuidado parental extendido al igual que otros peracáridos, en la cual cuidan a sus crías una vez que estas salen del marsupio. Además esta familia es bien conocida por hacer perforaciones en las raíces de *R. mangle* u otros sustratos como maderas y palmas. Sin embargo no se conoce muy bien el efecto que tienen sobre la salud del manglar. Se estudió la población de *S. peruvianum* del manglar de Rincón, Golfo Dulce, Costa Rica. Se encontró que cerca del 50 % de las hembras estaban maduras ya sea portando huevos o cuidando crías en sus perforaciones sugiriendo que no hay reproducción estacional como se había sugerido por otros autores. También se determinó que las hembras tiene una madurez tardía a una talla de 9.39 mm de LT. Las ramificaciones de las raíces aéreas mostraron una dependencia de la presencia del isópodo sin embargo las raíces que se ramificaban naturalmente producían más raíces laterales que las ramificadas por efecto del isópodo. Aún no queda claro si esto aumenta la productividad del manglar, es necesario hacer estudios más detallados que incluyan los efectos del isópodo sobre la fisiología del mangle.

Palabras clave: isópodos perforadores, Rincón de Osa, cuidado parental extendido, producción de huevos

Las raíces de árboles como *Rhizophora mangle* constituyen un sustrato adecuado para el establecimiento de muchos tipos de organismos (insectos, moluscos, crustáceos, entre otros), pues su complejidad estructural brinda mejor protección y mayor disponibilidad de alimento que las otras especies de mangle (Suárez y Castaing 1984, Corredor 1984). Algunos organismos no causan ningún efecto sobre el mangle al refugiarse o alimentarse en él, sin embargo animales como insectos o cangrejos se comen las hojas o propágulos del árbol causándole un daño (Cannicci *et al.* 2008). También se conoce el caso de insectos e isópodos que perforan huecos en las raíces (Cannicci *et al.* 2008).

Este último caso ha sido estudiado ampliamente, debido a la que los isópodos de la familia Sphaeromatidae son comunes perforadores de madera en muchos manglares e incluso en muelles o construcciones costeras (Villalobos *et al.* 1985). Por lo cual se han considerado como causantes de serios daños en la estructura de manglares como los del sur de Florida y de la zona norte de Costa Rica (Villalobos *et al.* 1985). Sin embargo otros autores les atribuyen a estos isópodos ser colaboradores con la ramificación de las raíces aéreas de mangle y en la expansión del bosque hacia los bordes (Ribi 1981, 1982). Por lo tanto, el tipo de relación que existe entre el isópodo y el árbol aún no es del todo clara y es de vital importancia para entender la dinámica de los bosques de manglar.

En Costa Rica, se puede encontrar la especie *Sphaeroma peruvianum* (Brusca y Iverson 1985). En la década de los ochenta se estudió en el país sobre la relación entre *S. peruvianum* y el crecimiento y productividad del manglar (Perry 1988, Perry y Brusca

¹ Este trabajo se presenta tal y como el estudiante lo presentó en la primera versión debido a que nunca presentó una corrección de la revisión.

1989). También Villalobos y colaboradores (1985) describieron algunos aspectos básicos de la población de la especie en el manglar del estero de Pochote, Puntarenas, sin embargo ellos erróneamente la clasificaron como *Sphaeroma terebran*. En este estudio se reportan huecos donde se encontraban hembras ovígeras y hembras con crías pero no se detalla mucho al respecto.

Este fenómeno de mantener la crías después de que estas eclosionan de su huevo se conoce como cuidado parental extendido y se ha estudiado en algunos peracáridos como anfípodos e isópodos. Para *S. terebrans* se conoce muy bien la biología reproductiva, incluido el cuidado parental sin embargo para *S. peruvianum*, además del reporte de Villalobos y colaboradores (1985) no se sabe nada sobre la producción de huevos, la cantidad de crías y las relaciones de estos aspectos reproductivos con el tamaño de la hembra. La reproducción es un factor importante a considerar para entender la dinámica de las poblaciones, más si se refiere a una especie con un posible efecto sobre los ecosistemas de manglar, como lo es este isópodo.

Este estudio pretende dar una descripción general de la población de *S. peruvianum* en el manglar de Rincón, incluyendo la relación entre el tamaño y sexo de los organismos con la perforación en la que viven. Así como también se busca aportar al conocimiento de producción de huevos y cuidado parental en esta especie. Además se quiere determinar si existe un efecto de las perforaciones de *S. peruvianum* sobre la presencia de ramificaciones y el número de estas en las raíces de *R. mangle*. Todo esto viene a complementar los trabajos que antes se han hecho en Costa Rica (Villalobos *et al.* 1985, Perry 1988, Perry y Brusca 1989), que además de ser muy antiguos no consideran algunos análisis que aquí se presentan.

Materiales y métodos

Sitio de estudio: El trabajo se realizó en el Manglar de Rincón de Osa, a la desembocadura del Río Rincón, en un borde de bosque compuesto únicamente por *Rhizophora mangle*. Este manglar se encuentra en la parte interna del Golfo Dulce, por lo cual no alcanza salinidades muy altas, pudiéndose dar un bosque con árboles bien desarrollados de gran altura característicos de los manglares de la zona sur de Costa Rica (Quesada y Cortés 2006).

Toma y análisis de muestras: El estudio se llevó a cabo en enero del año 2012, durante la marea baja. Se cortaron fragmentos de raíces de *R. mangle* con una sierra manual, estas fueron escogidas arbitrariamente. Las mismas fueron clasificadas según Perry y Brusca (1989) en tres categorías, (1) raíces aéreas, las que salen de ramas sin tener crecimiento lateral, (2) raíces ramificadas o de crecimiento lateral, es cuando han empezado a crecer raíces laterales usando como base una raíz aérea y (3) raíz consolidada, es cuando una raíz aérea ya está bien consolidada en el sustrato. A cada raíz se le midió la distancia de la punta hasta el sustrato, en el caso de las raíces consolidadas se midió a partir de donde se hizo el corte. También se tomó la medida de la altura a la cual llega la marea con respecto al suelo, esto para comparar con las alturas de los huecos.

Las raíces fueron transportadas al laboratorio en la estación Dr. Arvaro Wille de la Fundación Neotrópica, donde fueron procesadas a más tardar al día siguiente al que se colectaron. En cada raíz se buscaban los huecos causados por *S. peruvianum*, y se medía la distancia de la perforación a la punta de la raíz con una cinta métrica, también se medía el

diámetro y la profundidad del hueco con un calibrador Vernier de 0.01 mm de precisión. En cada hueco se extrajo el o los isópodos que estuvieran adentro y se conservaron individualmente en alcohol al 70%. En un laboratorio de la escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, a cada isópodo se le determinó el sexo por medio de la presencia o no de un apéndice masculino en el segundo pleópodo. Además se midió el largo total (LT) comprendido desde el rostro hasta el final del pleotelson. Estas mediciones se hicieron con un microscopio estereoscópico equipado con un ocular graduado. Cuando una hembra portaba huevos en su marsupio, estos fueron contados. De Igual forma cuando habían crías junto con la hembra en una perforación, estas fueron contadas y se les midió la longitud total.

Para determinar el efecto de los huecos de *S. peruvianum* en la ramificación de las raíces se hizo un transecto de 60 metros bordeando el manglar, en ese trayecto se contaron todas las raíces aéreas, si presentaban o no ramificaciones y si presentaban o no perforaciones. Otro transecto igual de 60 metros se hizo para ver si el número de ramificaciones de las raíces cambiaba con la presencia de los isópodos, por lo tanto se contaron todas las raíces que se encontraran y se contó el número de ramificaciones, anotando si tenían o no huecos del isópodo. En las raíces ramificadas se consideraba que sí tenía isópodo solo si había al menos una perforación en el vértice de la ramificación.

Análisis de datos: Los datos se presentan con promedios \pm desviación estándar. Para comparar los tamaños de hembras y machos se utilizó una prueba de T de student. Para el cálculo de la curva de madurez sexual se calcularon los porcentajes de hembras maduras (con huevos o crías) a cada talla y se ajustaron esos datos a un modelo logístico. Se considera talla de primera madurez sexual como la talla a la cual el 50 % de los individuos están maduros.

Las medidas de profundidad y diámetro de las perforaciones fueron transformadas en volumen utilizando la fórmula para volumen de un cilindro (en mm^3). Para determinar si la relación entre la longitud total de los organismos y el volumen estimado de la perforación es igual para ambos sexos se utilizó un análisis de covarianza (ANCOVA), para este análisis los datos fueron linealizados aplicando logaritmo natural (Ln).

Se utilizaron regresiones lineales simples para ver la relación entre la longitud de los organismos y algunas variables como el número de embriones (NE) o la altura de la perforación con respecto al sustrato. Para determinar si las dimensiones de la perforación varían dependiendo del tipo de raíz en la que se encuentren se utilizó un análisis de varianza de una vía (ANDEVA). Para determinar si las ramificaciones en las raíces aéreas dependen de la presencia de las perforaciones del isópodo, se utilizó una prueba de chi-cuadrado de independencia. Finalmente para probar si las raíces ramificadas a causa de los isópodos producen diferente cantidad de raíces laterales con respecto a las ramificadas naturalmente se utilizó una prueba de T de student. Los análisis fueron hechos en JMP 7.1 y PAST.

Resultados

Se analizaron un total de 39 individuos de *S. peruvianum* de los cuales 23 son hembras con un promedio de 8.63 ± 2.19 mm de LT y 16 son machos de 6.47 ± 0.61 mm de LT en promedio. Las hembras fueron más grandes de los machos ($t=3.81$, g.l.=37, $p<0.001$). No se encontraron machos y hembras juntos en una misma perforación.

De las 23 hembras analizadas, 4 portaban huevos (entre 6 y 20) en su marsupio y 6 tenían crías viviendo con ellas en la perforación. Estas hembras tenían entre 9 y 16 crías en el hueco, todas las crías que acompañaban a una hembra tenían la misma longitud total (LT) y se encontraban muy compactadas en el fondo del hueco cubiertas por la hembra. Las perforaciones de las hembras con crías fueron sencillas sin sub túneles o algún otro tipo de modificación. Solo se encontró una hembra que todavía portaba las crías en el marsupio. A mayor talla de las hembras la producción de embriones (incluidos huevos y crías) es mayor, sin embargo la correlación es baja (Fig. 1). Se determinó que la talla de madurez sexual de las hembras de *S. peruvianum* es a los 9.39 mm de LT, la curva de madurez sexual obtenida para la especie se muestra en la Figura 2.

Existe una relación positiva entre la longitud total de los isópodos y el volumen estimado de la perforación en la que habitan (Fig. 3), sin embargo la pendiente de esta relación es mayor para las hembras que para los machos (ANCOVA; $F_{1/35}=8.11$, $p=0.001$). Las hembras muestran una relación entre la longitud total y la altura a la que fueron encontradas (Fig.4) sin embargo los machos no tienen esta relación ($R^2=0.01$). Las raíces consolidadas tenían las perforaciones más grandes, mientras que las raíces ramificadas portaban los huecos de menor tamaño ($F_{3/81}=5.08$, $p=0.002$)

La ramificaciones de las raíces aéreas de *R. mangle* dependen de la presencia de huecos de *S. peruvianum* ($X^2=13.185$, $g.l.=1$, $p<0.001$). Sin embargo muchas raíces que tienen hueco no presentan ramificaciones así como también hay muchas raíces ramificadas sin que exista evidencia de actividad de algún isópodo (Fig. 5).

Las raíces que tienen perforaciones presentaron entre 2 y 4 raíces laterales con un promedio de 2.69 ± 0.79 , mientras que las que no tenían huecos de isópodo tuvieron entre 2 y 7 raíces con un promedio de 3.57 ± 1.28 . Por lo tanto, las raíces que se ramifican producto de la perforación de los isópodos desarrollan menos raíces laterales que las que se ramifican naturalmente ($t=79.899$, $g.l.=48$, $p=0.002$).

Discusión

Muchos grupos de peracáridos principalmente isópodos y anfípodos que tienen cuidado parental extendido usan diferentes tipos de sustratos como pastos marinos, algas, suelos blandos, palmas, y maderas para cuidar sus crías. Mientras más tiempo se tome la cría de los juveniles, más duro suele ser el sustrato de los refugios, varias especies del género *Sphaeroma* perforan raíces de manglares, formando lo que se ha llamado “huecos familiares” ya que es común encontrar hembras con los juveniles y un macho en la misma perforación. Incluso para algunas especies se ha propuesto que el macho se mantiene con la hembra porque colabora con la ventilación y remoción de basura del hueco (Thiel 1999). En el presente estudio no se encontraron machos viviendo junto con las hembras, algo similar fue observado para *S. terebrans* donde sí se encontraron parejas pero una vez que las hembras portaban huevos o crías, los machos dejaban de aparecer en los huecos (Thiel 1999). Thiel (1999) propone que las hembras posiblemente saquen al macho de las perforaciones una vez que estas fueron fecundadas. Es posible que este mismo fenómeno se dé en *S. peruvianum*, y el hecho de que no se encontraran parejas ni siquiera con las hembras que no tenían embriones puede deberse a la época del muestreo o a que los machos visitan a las hembras únicamente en el momento de la fertilización. Thiel (1999) también encontró que las hembras de *S. terebrans* eran cerca de 2 mm más grandes que los

machos, esto concuerda perfectamente con lo encontrado en este trabajo para *S. peruvianum*

Villalobos y colaboradores (1989) estudiaron *S. peruvianum* en manglares del pacífico norte, donde se encuentran hembras con huevos solo en el mes de julio, y con crías a partir de las muestras de octubre, proponiendo una marcada estacionalidad en la reproducción. Dado que estas muestras del presente trabajo son del mes de enero, y que se encontraron tanto huevos como crías, no hay evidencia de que exista la misma estacionalidad sugerida para la zona norte. Por lo tanto es posible que la población de *S. peruvianum* tenga una reproducción continua a lo largo del año, sin embargo es necesario aumentar temporalmente el muestreo en la zona para afirmar esto con certeza. Este mismo patrón de reproducción continua se encontró para *S. terebrans* en manglares de Florida (Thiel 1999).

Un aspecto clave en el cuidado parental extendido en peracáridos es el refugio, la estabilidad de este es un determinante de la duración y las características del cuidado. Se cree que los juveniles tienen mejor supervivencia conforme mayor haya sido su tiempo de cuidado (Thiel 2001). Sin embargo si bien estos organismos viven algún tiempo en la perforación hecha por la hembra, en muchos casos los juveniles empiezan a construir sus propios túneles ramificando la perforación principal de la madre (Thiel 2001). Este fenómeno es bien conocido para *S. terebrans*, donde los juveniles con más tiempo de haber sido criados construyen sus propios túneles (Thiel 1999). Para *S. peruvianum* se reportó sin mucho detalle que pueden o no tener perforaciones ramificadas (Villalobos *et al.* 1989), sin embargo en el presente trabajo no se encontraron este tipo de sub túneles de los juveniles. Puesto que ya estaba reportado para la especie, los resultados de este estudio no quieren decir que definitivamente *S. peruvianum* no tenga este tipo de comportamiento, pero las pocas hembras con crías encontradas no permiten dar una conclusión clara en este sentido, es recomendable buscar más muestras para descartar o corroborar este comportamiento en la población o la especie. Esto es algo que se podría dejar más claro si se contara con una mayor número de muestras.

El número de embriones está relacionado con la talla de la hembra, esto ya ha sido observado en muchos organismos, incluido otras especies del género *Sphaeroma*. A pesar de esto la correlación es baja, lo cual indica que hay otras variables que explican la producción de embriones además de la talla de la hembra. La pérdida de huevos o crías conforme se avanza en el desarrollo es algo que puede afectar la relación de la fecundidad con la talla de *S. peruvianum*, sin embargo la mortalidad de los embriones se reporta como baja en *S. terebrans* por lo cual es de esperar que este factor no tenga un efecto muy significativo (Thiel 1999). También un mayor número de muestra podría mejorar el ajuste. sin embargo

Algunos isópodos son semélparos, por lo cual solo se reproducen una vez y durante el periodo de cuidado parental extendido se pierden partes bucales que hacen que la hembra muera al irse las crías. *S. terebrans* parece ser que se reproduce solo dos veces y luego muere (Thiel 1999). En cualquiera de los dos casos, este tipo de estrategia hace que la madurez sexual sea muy tardía en estos animales (Borowsky 1996). Aquí se presenta una estimación de una curva de madurez sexual y por tanto una talla de primera madurez de 9.39 mm de LT, la cual es mucho mayor que el promedio de talla para hembras, por lo

tanto se puede afirmar que en esta especie la madurez sexual es tardía al igual que lo reportado para otros de su grupo.

Existe una discusión en la literatura sobre el uso que dan los isópodos a las perforaciones, hay quienes afirman que los animales se alimentan de la madera basándose en que se ha encontrado celulasas en algunas especies (John 1968). Sin embargo más comúnmente se afirma que la perforación es solo refugio y que la alimentación de los isópodos es por medio de filtración de algas en el agua (Thiel 1999). Las hembras parecen ser muy fieles a sus perforaciones mientras que los machos y juveniles son más móviles (Thiel 2001). Esto aunado a que las hembras grandes deben tener espacio para llevar a cabo el cuidado parental extendido, es de esperar que conforme aumente la talla de los organismos el volumen de la perforación aumente proporcionalmente más en hembras que en machos. Esto es justamente lo que se encontró en los resultados aquí presentados (Fig. 3).

La altura de la perforación con respecto al suelo está relacionada con al tamaño de la perforación de las hembras (Fig. 4), más no en machos. Es lógico que las hembras sean más selectivas en la escogencia del sitio de su perforación por esta misma razón de la diferencia en la movilidad entre machos y hembras. También las perforaciones más grandes se encontraron en las raíces consolidadas, las cuales son más fuertes (observación personal). Considerando que las hembras son las que hacen las perforaciones más grandes (Fig. 3) es posible pensar que los sustratos más estables favorecen el desarrollo de un buen cuidado parental, que como ya se había mencionado antes, ha sido reportado para otros peracáridos (Thiel 1999).

En la literatura aún no queda claro cuál es el papel que juegan los organismos perforadores en la salud del mangle (Cannicci *et al.* 2008). Simberloff y colaboradores (1978) afirman que tanto los isópodos como los insectos que perforan raíces de mangle, son beneficiosos para el árbol, ya que se desencadena una respuesta de parte de la planta para contrarrestar la herbivoría por lo cual la productividad aumenta. También se ha argumentado que las ramificaciones de las raíces aéreas se deben a que el isópodo rompe el meristema y favorece el crecimiento de raíces laterales. Por lo tanto gran parte de la compleja estructura que existe en los parches de *R. mangle* podría estar relacionada con la intervención del isópodo. En el presente trabajo se corroboró que existe esta dependencia entre la ramificación y la presencia del isópodo, sin embargo muchas raíces estaban ramificadas sin tener perforaciones, por lo que se podría concluir que *S. peruvianum* solo acelera el proceso de ramificación natural de la planta. Las ramificaciones de las raíces aéreas en el borde del manglar son las que permiten que este colonice más terreno, por lo cual si los isópodos aceleran la ramificación podrían estar involucrados en la capacidad de expansión del frente de manglar, como ya lo había observado Ribi (1981, 1982).

Sin embargo el hecho de que se den las ramificaciones de las raíces de manera más temprana, no necesariamente es un indicador de aumento en la productividad. Perry y Brusca (1989) afirman que las perforaciones de los isópodos hacen que la planta tenga un crecimiento menor. Esto se puede ver reflejado en los resultados del presente trabajo, puesto que se encontró que las raíces ramificadas naturalmente desarrollan un mayor número de raíces laterales que las ramificadas a causa del isópodo. También se han probado otros efectos negativos de las perforaciones en las raíces, como que causan atrofias en los ápices, o simplemente el mangle debe invertir un mayor costo energético para la reparación de los daños mecánicos sacrificando crecimiento y reproducción (Perry 1988, Perry y

Brusca 1989, Brooks y Bell 2002). Para lograr esclarecer esta discusión es necesario un estudio minucioso que tome en cuenta el detalle de como el isópodo afecta la fisiología de la planta.

Agradecimientos

Deseo agradecer a Victoria Bogantes y Darha Solano por la colaboración en el campo. También Eduardo Chacón y Federico Bolaños dieron importantes aportes a la metodología. A Rita Vargas le agradezco por sugerirme la idea, además por asesorarme en la identificación de la especie y en la determinación de sexo de los isópodos. También aportó valiosa literatura. El Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica y la Unidad de Investigación Pesquera y Acuicultura (UNIP), del CIMAR colaboraron con el préstamo de equipo óptico para el análisis de la muestras.

Bibliografía

- Borowsky, B. 1996. Laboratory observations on the life history of the isopod *Sphaeroma quadridentatum* Say, 1818. *Crustaceana* 69: 94-100.
- Brooks, R.A. & S.S. Bell. 2002. Mangrove response to attack by a root boring isopod: root repair versus architectural modification. *Marine Ecology Progress Series* 231: 85–90.
- Brusca, R. C. & E. W. Iverson. 1985. A Guide to the Marine Isopod Crustacea of Pacific Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 33 (Supp. 1) : 1-77.
- Cannicci S., D. Burrows, S. Fratini, T.J. Smith, J. Offenber, & F. Dahdouh-Guebas. 2008. Faunal impact on vegetation structure and ecosystem function in mangrove forests: a review. *Aquatic Botany* 89: 186–200.
- Corredor, J. 1984. Identificación y análisis de los ecosistemas del Caribe. *Interciencia* 9: 145-151.
- John, P.A. 1968. Habits, structure and development of *Sphaeroma terebrans* (a wood boring isopod). *University of Kerala Publications* 1: 1-73.
- Perry, D. & R.C. Brusca. 1989. Effects of the root boring isopod *Sphaeroma peruvianum* on red mangrove forests. *Marine Ecology Progress Series* 57: 287–292.
- Perry, D. 1988. Effects of associated fauna on growth and productivity in the red mangrove. *Ecology* 69: 1064-1075.
- Quesada, M. & J. Cortés. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado del conocimiento y perspectivas de manejo. *Revista de Biología Tropical* 54: 101-145.
- Ribi, G. 1981. Does the wood boring isopod *Sphaeroma terebrans* benefit red mangroves (*Rhizophora mangle*)? *Bulletin of Marine Sciences* 31: 925-928.
- Ribi, G. 1982. Differential colonization of roots of *Rhizophora mangle* by the wood boring isopod *Sphaeroma terebrans* as a mechanism to increase root density. *Marine Ecology* 3: 13-19.
- Simberloff, D., B.J. Brown & S. Lowrie. 1978. Isopod and insect root borers may benefit Florida mangroves. *Science* 201: 630–632.

- Suárez, E. & Castaing A. 1984. Distribución arbórea de los gastrópodos *Cerithidea montagnei* (Mollusca: Potamidae) y *Littorina spp.* (Mollusca: Littorinidae) en el manglar de Mata de Limón, Costa Rica. *Uniciencia* 1: 47-54.
- Thiel, M., 1999. Reproductive biology of a wood-boring isopod, *Sphaeroma terebrans*, with extended parental care. *Marine Biology* 135: 321 – 333.
- Thiel, M., 2001. Parental care behavior in the wood-boring isopod *Sphaeroma terebrans* Bate, 1866. *Crustacean Issues* 13: 267-276.
- Villalobos, C.R., G.A. Cruz & R.A. Cruz. 1985. Notas sobre la biología de *Sphaeroma terebran* Bate, 1866 (Sphaeromatidae: Isopoda) en el manglar de Pochote, Provincia de Puntarenas, Costa Rica. *Brenesia* 24: 287-295.

Cuadros y figuras

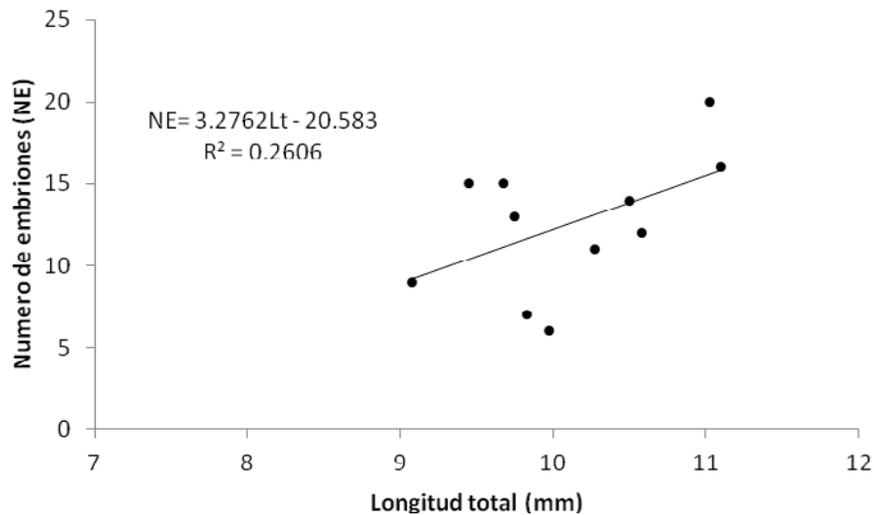


Fig. 1: Relación lineal entre el numero de embriones incluyendo huevos y juveniles y la longitud total (Lt) de las hembras de *S. peruvianum*

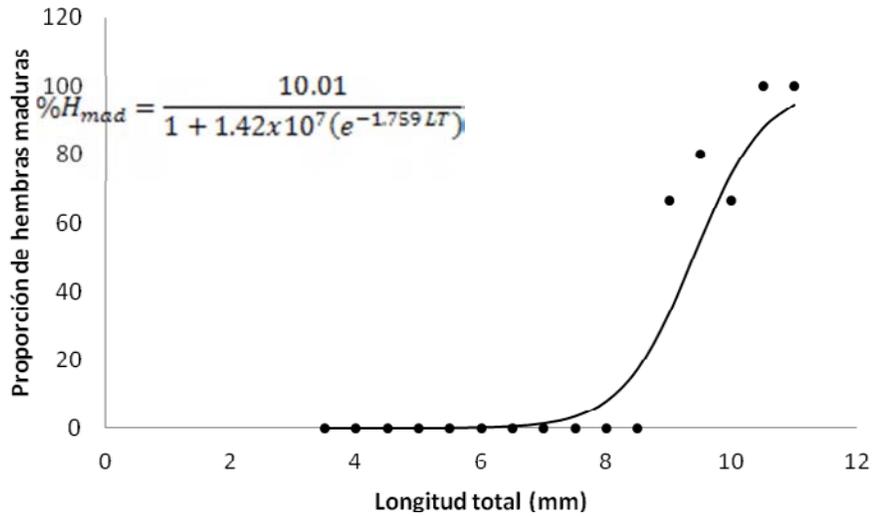


Fig. 2: Curva de madurez sexual para las hembras de *S. peruvianum*. Que relaciona el porcentaje de hembras maduras (%H_{mad}) con la longitud total de la hembra (LT).

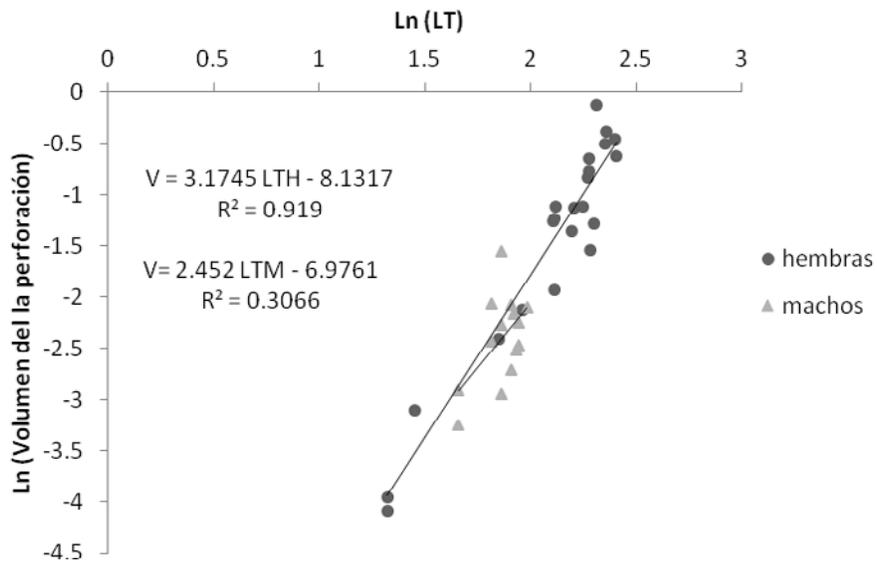


Fig. 3: Relación entre los logaritmos naturales (Ln) de las dimensiones de la perforación y la longitud total para hembras y machos (LTH y LTM, respectivamente) de *S. peruvianum*.

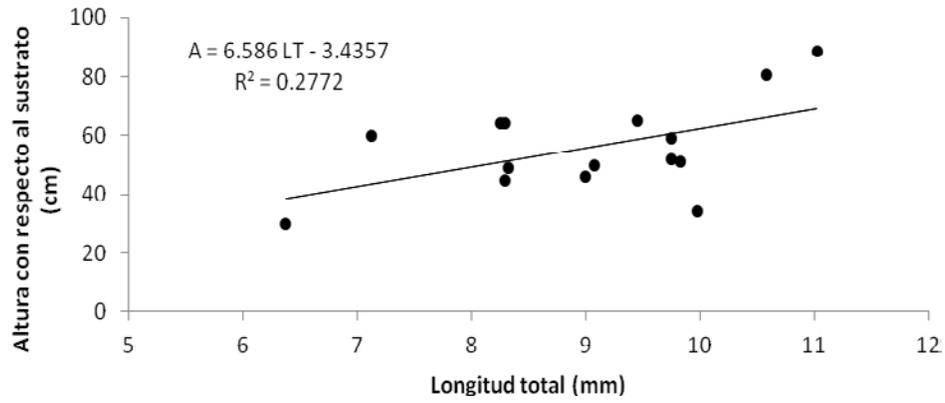


Fig. 4: Relación lineal entre la altura con respecto al sustrato y la longitud total de las hembras de *S. peruvianum* en el manglar de Rincón, Golfo Dulce, Costa Rica.

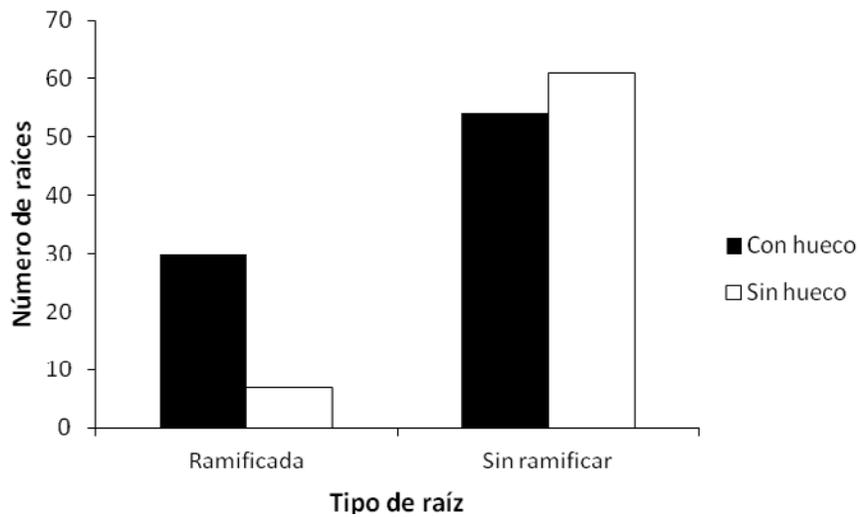


Fig. 5: Dependencia de la ramificación de las raíces basada en la presencia o no de huecos de isópodos en el manglar de Rincón, Golfo Dulce, Costa Rica..

Colonización de hojarasca por insectos acuáticos en una quebrada tropical: ¿qué sucede a corto plazo?

Darha Solano-Ulate

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; darhita@yahoo.com

Resumen: Se estudió la de hojarasca que fueron retiradas luego de 1, 3, 5, 7 y 9 días de estar sumergidas, y se identificaron los grupos taxonómicos y funcionales de los organismos recolectados. Se observó que la colonización fue rápida desde el día 1 con una gran abundancia de los grupos Chironomidae y Simuliidae, mientras que la riqueza de taxones aumentó conforme pasaron los días. Se encontraron diversos grupos funcionales, los más abundantes fueron Filtradores y Raspadores-Fragmentadores. La abundancia de los grupos tendió a aumentar, mientras que sus proporciones fueron variables. En conjunto los Raspadores y Fragmentadores presentaron un aumento en la proporción de individuos conforme transcurrieron los días. La rápida colonización observada muestra que la hojarasca es un hábitat importante para los insectos acuáticos, y estos a su vez son organismos claves en el proceso de reciclaje de nutrientes y flujo de energía hacia diferentes grupos funcionales y tróficos. La colonización de hojarasca es un proceso tanto aleatorio como determinado por este recurso como alimento de algunos grupos específicos.

Palabras clave: Quebrada Agua Buena, Simuliidae, Elmidae, Fragmentadores, Raspadores.

La distribución de las comunidades de insectos acuáticos está muy relacionada con la composición del ecosistema de bosque circundante (Cummins *et al.* 1973, Arthur 2010). Según el concepto del continuo rivereño, las comunidades de insectos están influenciadas por la fuente de alimento y otras variables ambientales que cambian a lo largo del cuerpo de agua (Vannote *et al.* 1980). De acuerdo con este concepto, los grupos taxonómicos y funcionales de los organismos que habitan los cuerpos de agua más cercanos a nacientes o de primer orden, son en mayor proporción los que aprovechan la entrada de materia orgánica alóctona, es decir, la materia orgánica externa o del bosque, mientras que en las partes más bajas estos dependerán de la materia orgánica autóctona que es transportada desde aguas arriba (Vannote *et al.* 1980, Baer *et al.* 2001, Greathouse & Pringle 2006).

En estas quebradas de primer orden donde hay alta entrada de materia orgánica alóctona, los insectos acuáticos herbívoros son muy abundantes pues muchos viven en los paquetes de hojas que se acumulan en diferentes partes del cuerpo de agua (Arthur 2010, Hanson *et al.* 2010). Algunos se alimentan de pequeñas porciones de hojarasca en descomposición, que se encuentran cubiertas de microorganismos como hongos y bacterias (Chauvet *et al.* 1993, Hax & Golladay 1993, Gaudes *et al.* 2009). Estos insectos son de gran importancia en este tipo de quebradas, pues contribuyen al proceso de reciclaje de nutrientes y transforman la materia orgánica gruesa en fina, que estará disponible para otros organismos como insectos filtradores o detritívoros (Chauvet *et al.* 1993, Baer *et al.* 2001, Wantzen *et al.* 2008, Hanson *et al.* 2010).

El aprovechamiento de la hojarasca en las quebradas o ríos, depende de la colonización de insectos en este microhábitat, esta a su vez depende del acondicionamiento previo de los microorganismos que tenga (Cummins *et al.* 1973, Hax & Golladay 1993,

Gaudes *et al.* 2009). Se han realizado diversos estudios donde se analiza la colonización de hojarasca y su proceso de descomposición por acción de insectos herbívoros a lo largo del tiempo, donde principalmente se observan los cambios en la biomasa (Chauvet *et al.* 1993, Benstead 1996, Baer *et al.* 2001, Gaudes *et al.* 2009). Algunos de estos analizan además la composición taxonómica o de grupos funcionales y mencionan que la colonización se da de forma rápida (Benstead 1996, Baer *et al.* 2001).

Debido a que los estudios en este tema no se han enfocado en lo que ocurre durante el proceso de colonización en un corto período sino a lo largo de meses o años, en esta investigación se pretende hacer un análisis de la colonización de insectos acuáticos en una quebrada tropical a corto plazo, según sus grupos taxonómicos y funcionales. Este proceso se espera que pudiera ocurrir de dos maneras, según lo expone la teoría sobre comunidades (Begon *et al.* 2006). Una es que sea un proceso aleatorio, donde la fauna que se encuentre en la hojarasca sea la más abundante en ese cuerpo de agua, debido a que tiene mayor probabilidad de colonizar este ambiente por acción de la corriente de agua. Otra posibilidad es que este proceso sea definido tanto por la hojarasca como un recurso específico para algunos organismos, como por la presencia de algunos taxones o grupos funcionales cuya actividad en los paquetes de hojas determine o facilite la posterior aparición de otros grupos.

Materiales y métodos

Sitio de estudio.— El estudio se realizó en la quebrada Agua Buena, en Rincón de Osa, Costa Rica (8°42'32''N, 83°31'14''O; 200msnm), del 22 al 30 de enero de 2012. La quebrada Agua Buena es de orden primario y está rodeada por un bosque lluvioso tropical de bajura con clima muy húmedo y muy caliente, con precipitación media anual de 3420-6840mm, temperatura media anual de 23-27°C (Herrera 1985, Gómez 1986), y una estación seca que va de enero a marzo (Kappelle *et al.* 2002).

Diseño experimental.— Se construyeron bolsas de 20 x20 cm con sarán de tamaño de poro aproximado de 2 x 4 mm, a excepción de las bolsas de nueve días que contaban con un poro de 4 x 4 mm. La hojarasca utilizada fue la misma que se encontraba en la quebrada en las zonas de rápidos donde se acumulaban, asumiendo que al estar ya sumergidas estaban acondicionadas con microorganismos de los cuales se alimentan los insectos fragmentadores (Merritt *et al.* 2008, Gaudes *et al.* 2009). Las hojas se limpiaron suavemente para eliminar los insectos acuáticos que ya vivían en estas y se formaron grupos de entre 50 y 60 g que fueron introducidos dentro de las bolsas-trampa. Las trampas se colocaron azarosamente en las zonas de corriente rápida donde se depositaban naturalmente los paquetes de hojarasca, a lo largo de un tramo de 50m. Las trampas se colocaron en sitios con corriente similar eliminando previamente las hojas acumuladas para garantizar que el proceso de colonización ocurriera a partir de 0 individuos.

Toma de muestras.— Para el estudio de colonización en el tiempo se colocó un total de 10 trampas con hojarasca seleccionada al azar, las cuales se retiraron al pasar 1, 3, 5, 7 y 9 días completos de estar sumergidas bajo el agua, con dos réplicas por cada día. Además, se recolectaron tres muestras de paquetes de hojarasca acumulada naturalmente en la quebrada para utilizarlas como control. Las trampas retiradas después del tiempo correspondiente, se guardaron en bolsas plásticas individuales con alcohol al 95% para ser procesadas en el laboratorio. Las muestras separadas se preservaron en alcohol al 70%.

Identificación.— Los individuos se identificaron a niveles de género y en algunos casos de familia, y se asignó uno o varios grupos funcionales a los grupos en que se conoce según Merritt y colaboradores (2008). Estos grupos funcionales fueron Raspadores (Rp), los cuales se alimentan de perifiton; Fragmentadores (Fr), se alimentan de materia orgánica gruesa y microorganismos asociados; Recolectores (Rc), recolectan materia orgánica fina depositada en el bentos; Filtradores (Fl), filtran la materia orgánica fina en suspensión; y Depredadores (Dp). Las familias Chironomidae y Ceratopogonidae se excluyeron del análisis de grupos funcionales debido a que el grupo trófico puede variar entre depredadores o herbívoros según la tribu o género (Merritt *et al.* 2008), los cuales no pudieron ser determinados en este estudio. De igual forma, en algunos taxones se identificaron dos o más grupos funcionales los cuales se mantuvieron para el análisis, debido a que estos pertenecían al mismo nivel trófico. En ciertos casos estos grupos se señalaban como facultativos (f).

Análisis de datos.— Para el análisis de los datos se construyó una lista llamada “Taxón” que incluyó los taxones identificados a nivel más preciso. Se realizó un ANDEVA y *a posteriori* una prueba de Tukey ($\alpha=0.05$) para determinar las diferencias en la riqueza de taxones entre las muestras. Para el análisis de grupos funcionales se realizó una prueba de Chi cuadrado para determinar las diferencias en la abundancia de los individuos en los grupos funcionales predominantes y Fragmentadores, Raspadores, Recolectores y Depredadores. Los datos fueron analizados con los programas JMP 7 y Past versión 2.15.

Resultados

Se identificaron 2252 individuos en 31 géneros, 2586 en 16 familias y 12 a nivel de sub orden, para un total de 47 taxones que conformaron la lista “Taxón”. Los grupos más abundantemente colectados fueron Chironomidae con 1997 individuos, *Simulium* con 487 y *Heterelmis* con 400, al igual que en las muestras control (Cuadro 1). Después de un día de estar sumergidas las trampas, se obtuvo que los primeros taxones en colonizar (día 1) fueron Chironomidae, *Simulium*, *Heterelmis*, *Neoelmis*, *Thraulodes*, *Anacroneuria*, entre otros en menor abundancia (Cuadro 1).

Conforme aumentó el número de días de estar las trampas sumergidas la riqueza de taxones también incrementó ($F=24.96$, g.l.=5, $p=0.0003$), alcanzando la mayor riqueza a los 9 días, e incluso superando la riqueza de las muestras control (Fig. 1). La prueba de Tukey agrupó las muestras en tres diferentes conjuntos (Fig. 1). En la curva de rarefacción se observó un crecimiento en el número de taxones en el tiempo relacionado con las altas abundancias de organismos, contrario a las muestras control, donde se observó que la riqueza no dependía de la cantidad de individuos presentes en los paquetes de hojarasca (Fig. 2).

Se definieron 12 categorías de grupos funcionales (Cuadro 1). La abundancia de organismos de los diferentes grupos tendió a aumentar en el transcurso del tiempo ($X^2=563.90$, g.l.=55, $p<0.05$; Figs. 4 y 5), mientras que las proporciones fueron variables (Fig. 3). El grupo funcional predominante durante los primeros días de colonización fue el de Filtradores, que corresponde al género *Simulium*, el cual disminuía proporcionalmente en el tiempo (Fig. 3) a pesar de que incrementaba su abundancia (Fig. 4a). Los Recolectores también presentaron un alto porcentaje en las muestras (Fig. 3), y un incremento en la abundancia a lo largo de los días, mientras que en el control fueron muy bajas (Fig. 4b).

El grupo Raspadores-Fragmentadores conformado por la familia Elmidae, tuvo un total de 588 individuos (Cuadro 1). En este grupo se observó una tendencia a aumentar proporcionalmente conforme al número de días (Fig. 3) al igual que en la abundancia (Fig. 4c), siendo esta familia la que ocupó la mayor proporción y abundancia en las muestras del día 9 y del control. En el día 7 se observó una disminución en ambos aspectos en estos individuos (Figs. 3 y 4c).

El grupo Fragmentadores *per se* estuvo ausente durante los primeros días, y mostró bajas cantidades de individuos durante los días 5 y 7 mientras que en el día 9 y en las muestras control su abundancia incrementó (Fig. 5a), teniendo en las últimas mayor importancia proporcionalmente con aproximadamente un 15% (Fig. 3). Se observó un aumento gradual en el número de individuos Raspadores según el día, de igual manera alcanzando el máximo valor el día 9 mientras que en el control su abundancia fue más baja (Fig. 5b). El número de Depredadores fue similar durante los primeros días y tuvo un aumento en el día 9 (Fig. 5c), lo cual estuvo relacionado con el incremento en el número total de organismos y taxones presentes en las trampas (Fig. 6). Proporcionalmente este grupo se mantuvo constante, con un ligero aumento en las muestras control (Fig. 3).

Discusión

La cantidad y diversidad de organismos encontrada en las trampas es consecuente con el hecho de que los insectos acuáticos son los invertebrados dulceacuícolas más diversos y abundantes (Hanson *et al.* 2010), y la rápida colonización muestra que la hojarasca conforma un ambiente importante para que ellos habiten (Benstead 1996). Desde el primer día se observó la presencia de varios taxones como Chironomidae, *Simulium* y la familia Elmidae que como mencionan Allan y Castillo (2007), son de los insectos más comunes y abundantes en los ríos tropicales. La presencia de estos grupos concuerda con otros estudios (Gaudes *et al.* 2009), donde se ha encontrado que además de esos, plecópteros y efemerópteros son de los primeros en habitar la hojarasca, al igual que en este estudio (Cuadro 1).

Varios autores han descrito que la colonización de hojarasca se da de manera rápida durante los primeros días (Benstead 1996, Baer *et al.* 2001, Mathuriau & Chauvet 2002, Gaudes *et al.* 2009). La alta colonización se puede deber sobre todo a la deriva de insectos acuáticos (Baer *et al.* 2001). Este es un proceso mediante el cual los insectos migran desde aguas arriba gracias al flujo de la corriente del río, y se ha descrito que ocurre para la recolonización de diversos microhábitats, así como para evitar la competencia por recursos y espacio (Resh & Rosemberg 1984, Hanson *et al.* 2010). Esta migración podría tener gran importancia en la colonización de las trampas colocadas en este estudio, pues es la forma más común en que las comunidades de insectos colonizan diversos ambientes dentro de un río o quebrada (Hanson *et al.* 2010).

El número de taxones aumentó con el transcurso de los días, y los días 5 y 7 fueron más similares con el control (Fig. 1). Las muestras de los 9 días formaron un grupo individual, debido a la alta riqueza taxonómica y abundancia de organismos que colonizaron en este tiempo. El proceso de colonización observado durante los 9 días sugiere que esta dinámica sigue los eventos de sucesión, donde los taxones más abundantes (como Chironomidae y Simuliidae en este caso) suelen colonizar primero los ambientes disponibles, que luego serán sustituidos por competencia por aquellos organismos que

llegan posteriormente y que están adaptados a habitar ese tipo de ambientes (Begon *et al.* 2006), los cuales corresponden en este estudio a los organismos que viven y se alimentan selectivamente de la hojarasca.

La curva de rarefacción mostró que el aumento de riqueza taxonómica era gradual y estaba relacionada con el número de individuos que se incrementaba según el transcurso del tiempo (Fig. 2). Benstead (1996) encontró en un estudio realizado en un río de Costa Rica, que el aumento en la acumulación de especies durante los primeros 12 días ocurría de forma gradual alcanzando un valor máximo de especies después de aproximadamente 35 días, donde no se sumaban más taxones. Es posible que en los días 9 la riqueza encontrada en la quebrada Agua Buena estuviera cerca de la mayor riqueza que se podría acumular, y que a partir de ahí la comunidad tendiera a estabilizarse. Baer y colaboradores (2001) mencionan que de 1 a 9 semanas después de colonizarse un hábitat disponible, este tiende a equilibrarse. Esto se podría corroborar con un estudio a mediano o largo plazo, pero también se puede confirmar según lo observado en las muestras control, donde la riqueza fue alta pero esta no dependía del número de individuos que se encontraban en las hojas.

Los grupos funcionales fueron designados para la mayoría de los grupos taxonómicos identificados, pues para muchos insectos es aún desconocida o no es clara la forma de alimentación (Merritt *et al.* 2008). Algunos de los taxones presentaron dos o más grupos funcionales de los cuales uno o dos podían ser facultativos, pero relacionados con alimentación herbívora. Los grupos que obtuvieron mayor abundancia y porcentaje de la composición total por día fueron los Filtradores y Raspadores-Fragmentadores (Fig. 3, Cuadro 1). La alta abundancia de Filtradores (*Simulium*) desde el primer día puede estar relacionada con la disponibilidad de sustrato que se dio con la colocación de las trampas, pues estos filtran las partículas finas que viajan en el agua y no se alimentan de las hojas (Hanson *et al.* 2010). La disminución en su proporción está ligada al incremento en la abundancia de otros grupos funcionales que son más importantes en la hojarasca, los cuales podrían llegar a desplazarlos, tal y como se observa en las muestras control donde su abundancia y proporción fueron más bajas (Figs. 3 y 4a).

Los Recolectores también presentaron gran abundancia en las muestras (Figs. 3 y 4b), estos organismos se ven favorecidos por la acumulación de detritos en los paquetes de hojarasca (Benstead 1996, Dangles *et al.* 2001, Gaudes *et al.* 2009). En las muestras control la cantidad de recolectores fue mucho menor que lo encontrado desde los días 3 al 9, lo cual podría estar relacionado con que las hojas acumuladas de manera natural en el ambiente tienen mayor exposición a la corriente del agua, lo cual arrastra los detritos acumulados a otras partes, mientras que en las trampas, al estar las hojas menos expuestas se pudo favorecer la acumulación de los detritos y por lo tanto la presencia de los Recolectores pudo ser mayor. Baer y colaboradores (2001) también encontraron que los primeros grupos funcionales en colonizar la hojarasca desde 2 días fueron los Filtradores y Recolectores, y observaron que la cantidad de Filtradores disminuía conforme aumentaba la presencia de Recolectores (Fig. 3).

Por otro lado, los Raspadores-Fragmentadores tuvieron también una alta abundancia y proporción en todas las muestras y aumentaron conforme el transcurso del tiempo (Cuadro 1, Figs. 3 y 4c). Esto sugiere que el grupo de escarabajos de la familia Elmidae tienen un papel importante en el procesamiento de la materia vegetal en esta quebrada, lo cual se refleja también en las muestras control. El número de individuos en el día 7 tuvo

una disminución en los Raspadores-Fragmentadores, al igual que en los Filtradores (Fig. 4). Esto pudo darse debido a que estas muestras acumularon mucho sedimento entre las hojas, lo que puede afectar la permanencia de los insectos por interferencia en su alimentación. Esto se puede observar más claramente en el caso de *Simulium* que tuvo una disminución de la abundancia considerable ese día (Cuadro 1), y como indican Baer y colaboradores (2001), la acumulación de sedimentos y detritos disminuye la presencia de organismos filtradores. Lo mismo pudo ocurrir con los Raspadores-Fragmentadores pues la acumulación de sedimento sobre las hojas limita el acceso a su alimento que se encuentra en la superficie de las mismas.

Los insectos definidos únicamente como Fragmentadores presentaron un leve aumento con respecto al tiempo de colonización, y en las muestras control su abundancia fue un poco mayor (Fig. 5a), lo que indica que al igual que la familia Elmidae, estos taxones (Cuadro 1) tienen participación en el procesamiento de la materia orgánica. La abundancia de ese grupo funcional fue baja con respecto a los demás (Figs. 4 y 5), lo cual podría también estar relacionado con el detrito acumulado en las trampas (Dangles *et al.* 2001). En algunos estudios se ha encontrado que la proporción de insectos Fragmentadores es más importantes en altas latitudes donde la acción de microorganismos no es tan eficiente, mientras que en regiones de latitudes más bajas, como en el presente estudio, estos no tienen una participación tan relevante (Mathuriau & Chauvet 2002). Los Raspadores mostraron un aumento conforme al día (Fig. 5b). Este grupo de organismos ayuda a la descomposición de la hojarasca al romper la cutícula de las hojas, favoreciendo la entrada de bacterias y otros microorganismos que aceleran ese proceso (Benstead 1996).

Los Raspadores-Fragmentadores sumado a los Fragmentadores y Raspadores *per se*, son los grupos de mayor importancia en este estudio, pues son los que aprovechan realmente la hojarasca en la que habitan como alimento y contribuyen al procesamiento de la materia orgánica gruesa y flujo de energía, junto con otros animales como peces y camarones (Eggert & Wallace 2003, Hanson *et al.* 2010). La proporción de individuos de estos tres grupos aumentó conforme pasaron los días, y en las muestras control ocuparon más del 50% del total (Fig. 3). La presencia de estos está estrechamente relacionada con el acondicionamiento o colonización inicial de hongos y bacterias en las hojas, lo que les da un valor nutricional adicional (Chauvet *et al.* 1993, Benstead 1996, Hax & Golladay 1993 Hanson *et al.* 2010).

En la investigación realizada por Baer y colaboradores (2001), se comprobó que al eliminar la entrada de materia orgánica alóctona en el tramo de un río, la presencia de insectos Fragmentadores se afectaba de forma importante. De igual forma, la ausencia o disminución de estos tuvo un efecto negativo en otros grupos funcionales como Recolectores pues no había disponibilidad de materia orgánica fina obtenida por acción de Fragmentadores y Raspadores, e incluso se afectaron otros grupos tróficos como los depredadores, pues tenían menor disponibilidad de presas. Esto refuerza la gran importancia de esos insectos en el procesamiento de la materia orgánica y flujo de nutrientes y energía en todo un ecosistema (Chauvet *et al.* 1993, Eggert & Wallace 2003, Arthur 2010).

Por último, la presencia de Depredadores está relacionada con la disponibilidad de presas. En este estudio se observó que el grupo se mantuvo proporcionalmente constante en todos los días, con un aumento significativo en el día 9 (Fig. 5c). Como se muestra en la

figura 6, el incremento en la abundancia de depredadores en ese día está naturalmente relacionado con la gran abundancia y riqueza de los otros grupos taxonómicos, pues estos representan una alta disponibilidad de alimento que favorece su presencia tanto en número como en riqueza de taxones (Benstead 1996).

Los resultados obtenidos muestran que el proceso de colonización podría seguir los dos aspectos señalados sobre las comunidades de organismos. La mayoría de los grupos encontrados en los primeros 5 días son muy abundantes en las quebradas tropicales (Allan & Castillo 2007), por lo que su llegada a los paquetes de hojarasca podría ser un proceso aleatorio determinado por la corriente, donde por ser los más abundantes tienen mayor probabilidad de ocupar ese microhábitat. Por otro lado, el hecho de que los grupos de Raspadores y Fragmentadores colonizaran en mayor cantidad luego del día 5 (Figs. 4 y 5), indica que su presencia está relacionada con que la hojarasca es un recurso específico para estos organismos, lo cual muestra que la colonización es a su vez un proceso definido por la hojarasca como alimento, y que otros grupos como Recolectores depende también de la presencia de estos para que haya de su alimento disponible. También, debido a que la colonización de Fragmentadores en los primeros 5 días fue baja, es posible que estos dependan de la acción previa de Raspadores para la degradación de la cutícula de las hojas, y de esta manera para ellos sea más sencillo aprovechar las hojas. Sin embargo, se ha sugerido que la acumulación del detrito en las trampas de hojarasca puede afectar la dinámica de colonización, por lo que los patrones observados podrían ser un poco diferentes a lo que sucede en la naturaleza (Dangles *et al.* 2001).

En conclusión, la rápida colonización de organismos observada después de transcurrir 1 día, muestra que la hojarasca tiene un papel importante como ambiente y puede contener una gran riqueza de especies de los insectos acuáticos que habita un cuerpo de agua. La colonización “pionera” de Chironomidae, Simuliidae y Elmidae, entre otros, responde a que estos grupos son muy abundantes en las quebradas tropicales. La presencia de diferentes grupos funcionales abundantes desde el primer día, indica que la materia orgánica alóctona es una fuente de alimento y sustrato que integra diversos grupos funcionales y tróficos, al permitir, por acción primaria de Fragmentadores y Raspadores de hojas, que haya disponibilidad de materia orgánica fina para otros organismos, así como pueden ser presa para depredadores. Además, es claro que estos insectos tienen un papel clave en el reciclaje de nutrientes y flujo de energía desde los ecosistemas terrestres hasta incluso los ambientes marinos. También se puede concluir que la colonización de hojarasca es un proceso inicialmente aleatorio, pero a lo largo del tiempo es un proceso definido y determinado por la hojarasca como fuente alimenticia, así como por el aprovechamiento inicial de algunos grupos que faciliten posteriormente el uso del recurso por otros organismos.

Agradecimientos

Se agradece a los profesores Federico Bolaños, Jorge Lobo y Eduardo Chacón, coordinadores del curso, por su ayuda en la obtención de los materiales para el proyecto y apoyo en el análisis de datos. También a la profesora Monika Springer y el profesor Gerardo Umaña por la facilitación de materiales y literatura, y a Andrés Beita y Tito Sancho por su ayuda en la recolecta y separación de muestras.

Bibliografía

- Allan, J.D. & M.M. Castillo. 2007. *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Springer, Dordrecht, Países Bajos.
- Arthur, J.B. 2010. The influence of upstream forest on macroinvertebrate communities in pastoral landscapes. Tesis de Maestría en Ecología. Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad de Canterbury, Christchurch, Nueva Zelanda.
- Baer, S.G., E.R. Siler, S.L. Eggert & J.B. Wallace. 2001. Colonization and production of macroinvertebrates on artificial substrate: upstream-downstream responses to a leaf litter exclusion manipulation. *Freshwater Biology* 46: 347-365.
- Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology. From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido.
- Benstead, J.P. 1996. Macroinvertebrates and the processing of leaf litter in a tropical stream. *Biotropica* 28: 367-375.
- Chauvet, E., N. Giani & M.O. Gessner. 1993. Breakdown and invertebrate colonization of leaf litter in two contrasting streams: significance of oligochaetes in a large river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 488-495.
- Cummins, K.W., R.C. Petersen, F.O. Howard, J.C. Wuycheck & V.I. Holt. 1973. The utilization of leaf litter by stream detritivores. *Ecology* 54: 336-345.
- Dangles, O., F. Guerold & P. Usseglio-Polatera. 2001. Role of transported particulate organic matter in the macroinvertebrate colonization of litter bags in streams. *Freshwater Biology* 46: 575-586.
- Eggert, S.L. & J.B. Wallace. 2003. Litter breakdown and invertebrate detritivores in a resource-depleted Appalachian stream. *Arch. Hydrobiol.* 156: 315-338.
- Gaudes, A.J. Artigas, A.M. Romaní, S. Sabater & I. Muñoz. 2009. Contribution of microbial and invertebrate communities to leaf litter colonization in a Mediterranean stream. *Journal of North American Benthological Society* 28: 34-43.
- Greathouse, E.A. & C.M. Pringle. 2006. Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 134-152.
- Gómez, L.D. 1986. Vegetación de Costa Rica pp. *In* L.D. Gómez, ed. *Vegetación y clima de Costa Rica*. Vol. 1. Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica.
- Hanson, P., M. Springer & A. Ramirez. 2010. Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos, pp 3-27. *In* M. Springer, A. Ramirez & P. Hanson, editores. *Macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica I*. Revista de Biología Tropical, Editorial Universidad de Costa Rica, San José.
- Hax, C.L. & S.W. Golladay. 1993. Macroinvertebrate colonization and biofilm development on leaves and wood in a boreal river. *Freshwater Biology* 29: 79-87.
- Herrera, W. 1985. Clima de Costa Rica, pp 1-118. *In* L.D. Gómez, ed. *Vegetación y clima de Costa Rica*. Vol. 2. Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica.

- Kappelle, M., M. Castro, H. Acevedo, L. González & H. Monge. Ecosistemas del Área de Conservación Osa (ACOSA). Instituto Nacional de Biodiversidad, Heredia, Costa Rica.
- Mathuriau & Chauvet. 2002. Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of North American Benthological Society* 21: 384-396.
- Merritt, R.W., K.W. Cummins & M.B. Berg. 2008. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company, Estados Unidos.
- Resh, V.H. & D.M. Rosenberg. 1984. The ecology of aquatic insects. Praeger, New York.
- Vannote, R.L., G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell & C.E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- Wantzen, K.M., C.M. Yule, J.M. Mathooko & C.M. Pringle. 2008. Organic matter processing in tropical streams, pp 43-64. *In* D. Dudgeon, ed. Tropical stream ecology. Elsevier, Reino Unido.

Cuadro 1: Orden, familia, taxón, grupo funcional y abundancia total de insectos acuáticos colonizadores identificados en trampas de hojarasca retiradas luego de 1, 3, 5, 7 y 9 días de sumergidas y muestras control, en la quebrada Agua Buena, Rincón de Osa, Costa Rica. Ver el significado de las abreviaturas en la sección de Materiales y Métodos.

Orden	Familia	Taxón	Grupo Funcional	Días					Control	
				1	3	5	7	9		
Coleoptera	Dryopidae	<i>Elmoparnus</i>	Rp-Fr				1	3		
		Elmidae	<i>Disersus</i>	Rp			1	1	1	
			<i>Heterelmis</i>	Rp-Fr	4	28	70	27	271	194
			<i>Hexacylloepus</i>	Rp-Fr			2		3	1
		Elmidae		Rp-Fr			2			
			<i>Macrelmis</i>	Rp-Fr		8	19	8	25	25
			<i>Microcyllloepus</i>	Rp-Fr		2	6	1	6	8
			<i>Neoelmis</i>	Rp-Fr	4	2	16	14	28	31
			<i>Phanocerus</i>	Rp-Fr		1	14	1	22	54
		Hydraenidae	Hydraenidae	Rc-Fr						1
		Limnichidae	Limnichidae	Rc						3
		Lutrochidae	<i>Lutrochus</i>	Fr						2
		Psephenidae	Psephenidae	Rp					1	
			<i>Psephenops</i>	Rp						1
		Ptilodactylidae	<i>Anchytarsus</i>	Fr					2	2
		Scirtidae	Scirtidae	Rp-Rc-Fr		1	1		4	7
		Staphylinidae	Staphylinidae							3
	Diptera	Stratiomyiidae	Stratiomyiidae	Rc						1
		Ceratopogonidae	Ceratopogonidae	Dp-Rc f			1	3	3	
		Chironomidae	Chironomidae	Rc-Dp	58	115	583	494	747	60
Dixidae		<i>Dixella</i>	Rc					6		
Empididae		Empididae	Dp					15	1	
Ephydriidae		Ephydriidae							1	
Psychodidae		<i>Maruina</i>	Rp-Rc	2	1			1	1	
Simuliidae		<i>Simulium</i>	Fl	46	47	108	44	242	125	
Tipulidae		<i>Hexatoma</i>	Dp				2		1	
Ephemeroptera		Baetidae	<i>Baetodes</i>	Rp	2		7	2	12	14
	<i>Mayobaetis</i>								1	
		Baetidae		2						
	Leptohiphidae	<i>Leptohiphes</i>	Rc-Rp f-Fr f	3	3	21	21	33	13	
		<i>Tricorythodes</i>	Rc-Rp f-Fr f		3	1	1			
	Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>			1	4	3	2	1	
<i>Thraulodes</i>		Rc-Rp f	9	8	16	49	24	18		
Megaloptera	Corydalidae	Corydalidae	Dp				2	1		
Odonata	Calopterygidae	Hetaerina	Dp			1				
	Indet.	Zygoptera	Dp					12		
	Libellulidae	Libellulidae	Dp						1	
	Polythoridae	<i>Cora</i>	Dp					1	1	
Plecoptera	Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	Dp	4	12	23	14	48	39	
Trichoptera	Calomoceratidae	<i>Phylloicos</i>	Fr					2	3	
	Hydrobiosidae	<i>Atopsyche</i>	Dp			1				
	Hydropsychidae	Hydropsychidae	Rc	3	27	131	111	201	2	
		<i>Leptonema</i>	Rc	2		10	12	25	4	
		<i>Smicridea</i>	Rc	1	1	3	5	3		
	Hydroptilidae	<i>Neotrichia</i>	Rp		6	38	50	76	26	
	Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	Fr			3	3	13	13	
	Philopotamidae	<i>Chimarra</i>	Rc-Fl				1	1		

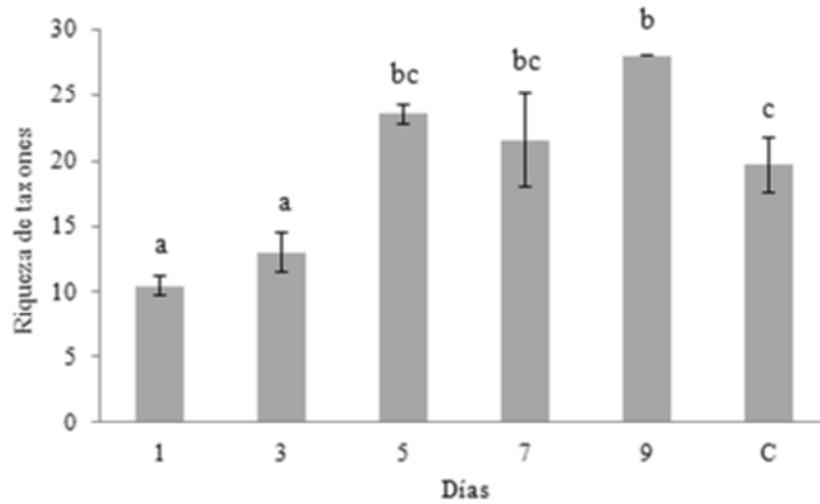


Fig. 1: Promedio (\pm desviación estándar) de la riqueza de taxones de las muestras según el número de días transcurridos en que las trampas estuvieron sumergidas, y de las muestras control (C), en la quebrada Agua Buena, Rincón de Osa, Costa Rica. Las letras sobre las barras indican los grupos formados según la prueba de Tukey ($p < 0.05$).

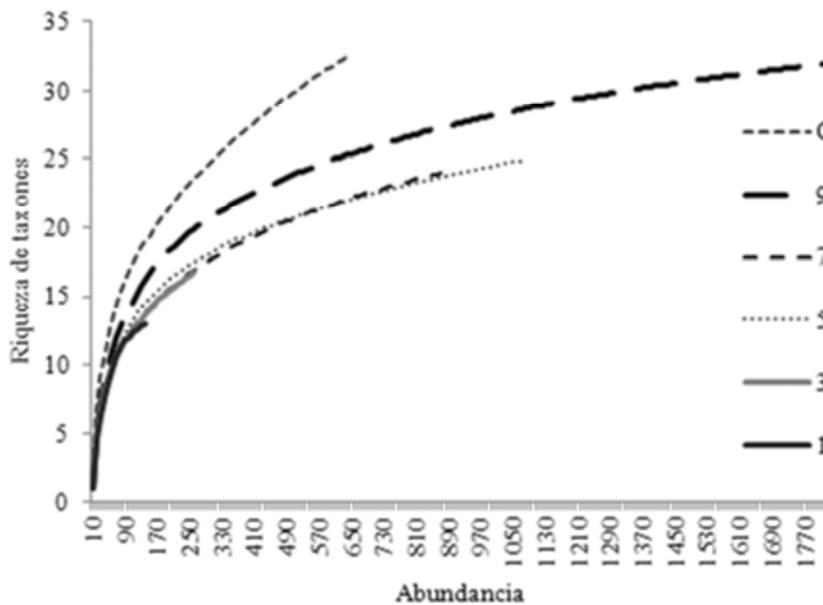


Fig. 2: Curva de rarefacción de las muestras, según los días transcurridos en que las trampas permanecieron sumergidas bajo el agua y muestras control, en la quebrada Agua Buena, Rincón de Osa, Costa Rica.

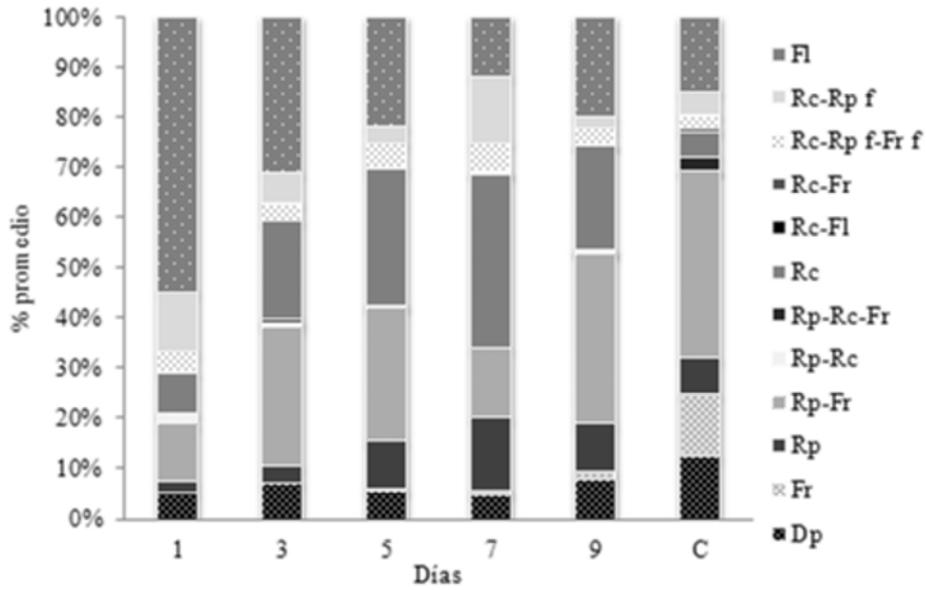


Fig. 3: Porcentaje promedio de individuos por grupo funcional según los días transcurridos y las muestras control, en la quebrada Agua Buena, Rincón de Osa, Costa Rica. En el Cuadro 1 se muestran las abreviaturas correspondientes a cada grupo funcional.

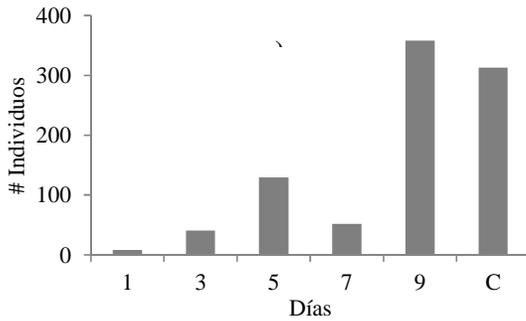
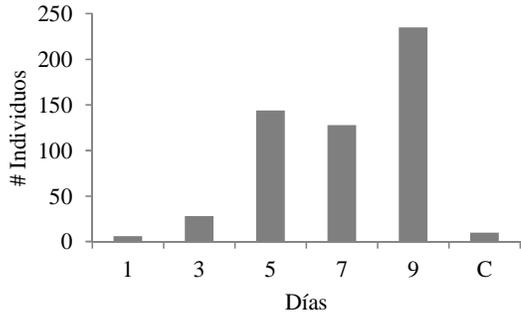
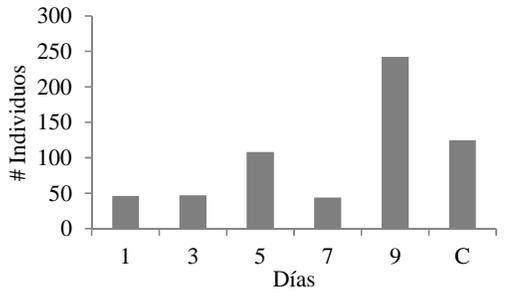
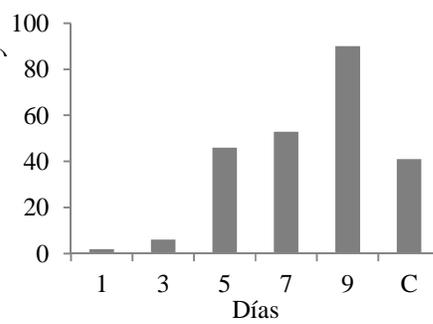
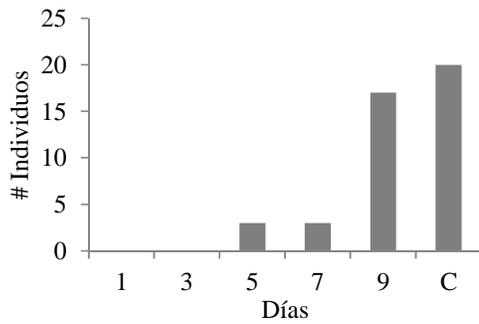


Fig. 4: Número de individuos totales por día y muestras control en los grupos a) Filtradores, b) Recolectores y c) Raspadores-Fragmentadores, en la quebrada Agua Buena, Rincón de Osa, Costa Rica.



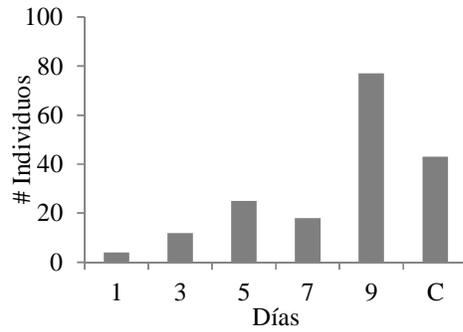


Fig. 5: Número de individuos totales por día y muestras control en los grupos funcionales a) Fragmentadores, b) Raspadores, y c) Depredadores, en la quebrada Agua Buena, Rincón de Osa, Costa Rica.

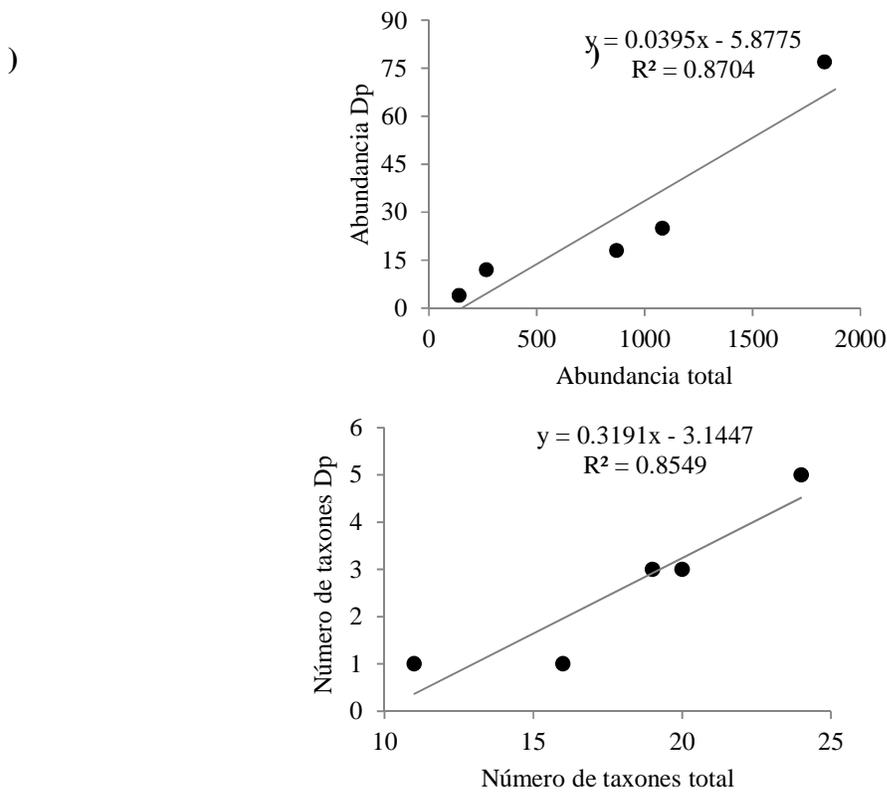


Fig. 6: Correlación entre a) la abundancia total de individuos por día y la abundancia de Depredadores (Dp), y b) taxones Depredadores y taxones totales, en la quebrada Agua Buena, Rincón de Osa, Costa Rica. Las ecuaciones y valores de R^2 se muestran en el gráfico.

Carroña como recurso modelador de una comunidad de insectos necrófagos: efecto en la diversidad y su competencia

Sebastián Alvarado-Montero

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; sebas6am@gmail.com

Resumen: La carroña como recurso base permite entender cómo su carácter transitorio y perecedero afecta la comunidad de insectos necrófagos. La abundancia de especies de estos insectos y el número de individuos disminuyó en el bosque y aumentó en el jardín al incrementar el grado de descomposición de la carne. El bosque favorece la abundancia de individuos en cada especie con respecto al jardín por la riqueza de este ecosistema. Los insectos se dedicaron principalmente a consumir el recurso. La competencia interespecífica fue en menor grado y pocas veces se trató de un bloqueo activo. Los cambios por descomposición especifican qué especies pueden utilizar el recurso. La abundancia de la comunidad aumentará o disminuirá según las características del ecosistema donde el recurso esté y del orden en que las especies colonicen el sustrato, así como de su abundancia. La competencia, que también varía con las condiciones del recurso, es un factor importante que determina cómo se conforma la comunidad al determinar las especies que pueden integrarse, las que son rechazadas y las que pueden coexistir.

Palabras claves: recursos efímeros, colonización, coexistencia, putrefacción, sucesión

Un recurso base afecta en varias formas a la comunidad biológica a la que está relacionado. Las características de este delimitarán la diversidad de especies que se asocian a él por el aprovechamiento que le puedan dar y por la competencia que surge alrededor del recurso (Price 1992). En un recurso transitorio y raro el comportamiento de forrajeo de las especies varía con él, y la forma en que estos comportamientos se enlazan le dan a la comunidad una configuración especial (Sanders & Gordon 2003).

Los recursos de carácter efímero soportan una gran diversidad de especies, respecto a otros recursos más constantes (Woodcock *et al.* 2002). La carroña es impredecible e inconsistente en su disponibilidad y su localización, y por sus cualidades nutritivas rápidamente es colonizado por una gran cantidad de especies, principalmente insectos (Braack 1987).

La carroña como recurso base sirve para entender cómo la comunidad de insectos necrófagos se ve afectada por su carácter transitorio y perecedero. Al tratarse de un recurso muy raro, se puede analizar la competencia y la forma en que esta afecta la diversidad de la comunidad. Estudios que relacionen el recurso con comportamiento de forrajeo, interacciones inter-poblacionales y la organización de una comunidad, son raros (Sanders & Gordon 2003). Además, varias investigaciones que tratan la competencia de insectos necrófagos se enfocan en los estadios larvales (Kuusela & Hanski 1982; Kuusela 1983; Kneidel 1984), por lo que es importante poner atención a lo que ocurre con los estadios maduros.

Debido a esto, se pretende determinar cómo la diversidad y competencia de insectos necrófagos se ve influida por las condiciones de la carroña. Para esto se desea establecer el cambio que sufre la abundancia de especies conforme aumenta el grado de putrefacción de la carroña en dos ecosistemas: un bosque y un jardín. Al descomponerse más la carne, la diversidad de insectos necrófagos cambia. Se espera que esta disminuya poco en ambos

ambientes, porque las nuevas condiciones sólo sustentarán a insectos más específicos (Heard 1994). Además, la abundancia de individuos varía al descomponerse más la carne, pero se espera que no disminuya mucho, porque unas especies se enrarecen y otras incrementan al adaptarse más a las nuevas condiciones.

También se busca determinar el efecto que la descomposición y el tamaño de la carne tienen sobre la competencia de insectos necrófagos. Al descomponerse más la carne, la competencia varía. Se espera que la competencia interespecífica aumente entre más se descomponga la carne, porque el recurso se vuelve más raro y adquiere otras características (Woodcock *et al.* 2002). El tamaño del recurso también influye en la competencia de estos insectos, por lo que se espera que esta sea mayor en el pedazo de carne pequeño, pues el área es menor y los individuos que forrajean en él tendrán mayor cantidad de encuentros.

Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo entre el 25 y el 30 de enero del 2012 en el Centro de Estudios y Empoderamiento Comunal Dr. Alvaro Wille Trejos, de la Fundación Neotrópica, en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica (8°41'58.21" N y 83°30'48.54" O). Se trabajó en el jardín de la estación (ecosistema alterado), y a lo largo del Sendero Heliconia, ubicado en un parche de bosque húmedo premontano (Holdridge 1957). Se utilizó carne de res fresca. Los cortes tenían un grosor aproximado de 0.5 cm. Se formó pedazos de 10 cm², 25 cm² y 50 cm², y un pedazo de cada tamaño se colocó en un bloque. En total se hizo cinco bloques para cada ecosistema. Los días 25, 27 y 29 de enero se trabajó en el jardín. En el bosque se trabajó los días 26, 28 y 30 de enero. El muestreo se llevó a cabo los seis días de 8:00 a.m. a 11:00 a.m.

Los cinco bloques se colocaron en cinco puntos escogidos al azar. Se procuró que estuvieran bastante distanciados entre sí y que los bloques del jardín estuvieran lo más alejados posible de los del bosque. Cada punto donde se colocó un bloque se identificó para hacer las observaciones en el mismo lugar los otros tres días. En cada bloque los tres pedazos de carne se colocaron al azar en una línea recta distanciados 15 cm para evitar que un tamaño influyera sobre otro. Luego de colocar el primer bloque se esperó 20 min para que la carne atrajera insectos. Cada bloque fue observado por 5 min, con 2 min de descanso. Luego se pasaba al siguiente bloque. Se hizo cinco rondas de observaciones.

Se registró la morfo-especie y el número de individuos para cada una. El comportamiento de competencia se registró de la siguiente manera: consumo, competencia interespecífica y competencia intraespecífica. Estas últimas dos se dividían en bloqueo activo (el individuo bloqueaba deliberadamente a otro) y pasivo (el bloqueo se daba accidentalmente al moverse cerca de otro insecto).

Luego de las cinco rondas, los cinco bloques eran recogidos y cada uno fue guardado en una bolsa aparte. Esto se hizo para proteger la carne de otros animales. Las bolsas se mantuvieron en una habitación a temperatura ambiente.

Análisis estadístico.— Para la abundancia de especies e individuos se utilizó el conteo máximo de individuos para cada especie. El conteo máximo se transformó con $\log(x+1)$, donde x es el número de individuos. Así se redujo las diferencias entre los conteos, evitando que los insectos eusociales afectaran la estimación de diversidad. Se obtuvo un índice de Shannon por tamaño de carne, bloque, día y sitio, y se promedió. Se realizó un análisis de variancia de dos vías de la abundancia en cada día por sitio. Se hizo lo mismo

con los promedios de número de individuos. Además, se realizó un análisis de conglomerados según Morisita con la abundancia de especies que había en los tres tamaños de carne para los tres días de muestreo en cada sitio. Se hizo también una regresión logística para estimar el efecto del sitio y el tiempo de descomposición de la carne en la abundancia de las especies.

Para competencia, se categorizó los comportamientos de la siguiente forma: sólo consumo (los individuos se dedicaron únicamente a comer), interespecífica (sólo sucedía este comportamiento, ya fuera activa o pasivamente), intraespecífica activa (sólo bloque activo) e intraespecífica pasiva (sólo bloqueo pasivo). Se utilizó el conteo total de cada especie para cada comportamiento en los dos sitios, durante los tres días y en los tres tamaños de carne. Con esto se hizo una regresión logística para estimar el efecto que cada variable tuvo sobre el comportamiento. Los paquetes estadísticos que se usaron para el análisis de datos fue Statistica 7[®], JMP7[®] y PAST[®].

Resultados

En el Cuadro 1 están las morfo-especies encontradas en el muestreo. Se contó un total de 37 morfo-especies, pertenecientes a 16 familias y cinco órdenes. En el bosque se encontraron 31 morfo-especies, mientras que en el jardín se encontraron 22. El índice de Shannon para el bosque en general fue de 3.28, mientras que en el jardín fue de 2.91. Para el primer día, el índice de Shannon general fue de 3.02, mientras que en el tercer día fue de 3.21, y en el quinto día fue de 2.90.

El número de morfo-especies promedio (\pm DE) disminuye en el bosque a partir del quinto día, mientras que en el jardín siempre aumenta conforme avanza el grado de descomposición de la carne (Fig. 1). Las diferencias entre los promedios de cada sitio son significativas ($F_{(1/85)}=19.81$; $p<0.001$). En cuanto a día, las diferencias entre los promedios no son significativas ($F_{(2/85)}=1.78$; $p=0.17$), pero la interacción de ambas categorías sí lo es ($F_{(1/85)}=20.55$; $p<0.001$). El índice de Shannon promedio (\pm DE) disminuye cuando la carne se descompone más, mientras que en el jardín aumenta (Fig. 2). Las diferencias entre los promedios del bosque respecto a los del jardín son significativas ($F_{(1/85)}=26.22$; $p<0.001$), pero no sucede lo mismo para el tiempo de putrefacción ($F_{(2/85)}=2.11$; $p=0.13$). Sin embargo, la interacción de ambas categorías sí es significativa ($F_{(2/85)}=10.02$; $p<0.001$). En el caso del número de individuos, el promedio (\pm DE) en el bosque también disminuye al aumentar el tiempo de descomposición de la carne, y en el jardín aumenta (Fig. 3). Los promedios de abundancia de individuos (\pm DE) en cada sitio son significativamente diferentes entre sí ($F_{(1/85)}=4.09$; $p=0.046$). Aunque las diferencias entre cada día no sean significativas ($F_{(2/85)}=0.0002$; $p=1.00$), la interacción entre el sitio y el día sí lo es ($F_{(2/85)}=5.72$; $p<0.001$).

Según el análisis de conglomerados la abundancia de especies tiene mayor similitud en el tercer y quinto día de cada sitio (Fig. 4). En ambos sitios, la diversidad de especies en los pedazos de carne pequeños y medianos es muy semejante. En el tercer día los pedazos de carne más variables del bosque son los de menor tamaño, mientras que en jardín son los más grandes. Para el quinto día esto se invierte y es en el bosque donde los pedazos más grandes son los más diversos, mientras que en el jardín son los pedazos pequeños.

En el Cuadro 4 se observa el efecto que el ecosistema y el tiempo de descomposición de la carne tuvo sobre cada morfo-especie. Sólo se reportan aquellas que se

ajustaron al modelo de la regresión. Las tres especies de avispas (*Agelaia centralis*, *A. panamensis* y *Polybia emaciata*) son menos abundantes cuando la carne está más descompuesta, a diferencia de *Melipona* 1 y *Trigona fulviventris*, que son más abundantes cuando la carne está más descompuesta. *A. panamensis* y *P. emaciata* tienden a ser más abundantes en el bosque que en el jardín, así como *Melipona* 2, el fórido amarillo, el richardido y los estafilínidos 1, 3 y 4. El ulidido 1, sin embargo, es más abundante en el jardín.

En el Cuadro 5 aparecen las familias que se ajustaron al modelo de regresión logística. En general, el comportamiento más abundante fue sólo consumo. Los blatodeos, grílidos, fóridos, richardidos, escarabeidos y ulídidos únicamente presentaron sólo consumo. Los neridos sólo presentaron competencia interespecífica. En los califóridos (Fig. 5), la competencia interespecífica disminuye al aumentar la descomposición de la carne. Esto se observó principalmente en el jardín. Esta competencia también es mayor en pedazos grandes de carne. La competencia intraespecífica pasiva tiende a disminuir al descomponerse más la carne.

La competencia interespecífica de las hormigas (Fig. 6) es mayor en el jardín. Al descomponerse más la carne, esta competencia aumenta. Del mismo modo ocurre cuando el tamaño de la carne es mayor. En los miliquidos sólo el tamaño de la carne tiene un efecto significativo sobre la competencia interespecífica (Fig. 7). Al aumentar el tamaño del pedazo de carne, aumenta la competencia con otras especies. Los sarcófágidos (Fig. 8), al descomponerse más la carne, compiten más con otras especies. Esto también aumenta la competencia intraespecífica pasiva. En cuanto a los véspidos, la competencia interespecífica aumenta al incrementar el grado de descomposición de la carne (Fig. 9). Esto se observó más que todo en el jardín, en donde las avispas llegaron el primer y tercer día.

Discusión

Los bosques son ecosistemas ricos en diversidad por su productividad y la variedad de microambientes que ofrecen. Esto explica que el primer día de descomposición el bosque tuviera en promedio más especies que el jardín (Fig. 1). Muchas de las especies necrófagas son oportunistas (Wilson & Wolkovich 2011), por lo que obtienen una gran variedad de recursos en el bosque cuando no hay carroña. Esto hace que este ambiente tenga más especies que uno alterado.

Cómo varió la diversidad en el bosque con el tiempo sí calzó con lo que se esperaba: que disminuyera levemente (Fig. 2), y puede ser porque el espacio desocupado por especies que dejan de llegar es ocupado por otras que son atraídas por una carne más descompuesta. La disminución en el número de individuos sí fue más brusca en el bosque de lo que se esperaba (Fig. 3). Esto podría ser porque especies que llegaron los primeros días y que eran abundantes disminuyeron o dejaron de visitar la carne por el cambio al descomponerse. Tal es el caso de *Crematogaster*, los fóridos y *C. moniliatus*, que tuvieron muchas observaciones durante el primer día, pero en los siguientes días disminuyeron. Estos tres grupos de insectos eran individuos pequeños y poco agresivos que probablemente fueron desplazados por sarcófágidos y califóridos, que son más grandes, más numerosos y más activos competitivamente.

Contrario a lo esperado, el número de especies en el jardín aumentó con el tiempo, especialmente en el quinto día (Fig. 1). Se ha observado en bosques que cadáveres grandes no suelen ser descubiertos por otros vertebrados (Braack 1987) y podría ocurrir algo semejante con insectos. Esto puede ser por el arreglo del bosque: plantas altas y muy agrupadas, lo cual forma un ambiente denso donde la señal de la carroña no se propaga bien. En cambio el jardín está formado por menos plantas, que, además de ser bajas, están muy dispersas. Esto permite al aire extender la señal de carroña más fácilmente. Ese aumento en la diversidad y en la abundancia de individuos en el jardín al llegar al quinto día se debe principalmente a los dípteros (Fig. 2 y Fig. 3). De las familias de moscas que llegaron a la carne, muchas de ellas se guían por el olor (Sakai 2002). La carroña comienza a despedir un fuerte olor a partir del tercer día de descomposición y aumenta con el tiempo (Sharanowski *et al.* 2008), por lo que es de esperar la llegada de una mayor cantidad de diferentes moscas en un lugar como el jardín. Ejemplo de esto es el caso de los ulididos, sarcófágidos, fóridos, miliquidos y micropézidos; además del escarabajo *C. mutabilis*, que se registró hasta el quinto día.

Otro factor que podría afectar la diversidad es el orden en que las especies colonizaron el recurso. Schoenly & Reid (1987) describen que la colonización de carroña el primer día se da básicamente por hormigas y moscas. En el bosque las especies que llegaron primero fueron los fóridos, *C. moniliatus*, unas cuantas moscas más grandes como sarcófágidos, y avispas. Las hormigas, que suelen tener una colonización más invasiva, no tuvieron una fuerte representación en el bosque. Esto pudo permitir que más especies llegaran a la carne. En el jardín, en cambio, la presencia de las hormigas siempre fue muy fuerte. En el primer día uno de los bloques fue ocupado totalmente por una colonia de *Camponotus*, dificultándole a otros insectos llegar a la carne. Las hormigas *Azteca* fueron muy numerosas en todos los bloques. Esta especie se dedicó a recubrir los pedazos de carne en todos los bloques con granos de tierra y hojarasca, ocultándolos. Esto hizo que insectos como moscas no tuvieran áreas libres para forrajear. Pero al descomponerse la carne, las *Azteca* llegaron menos a los bloques y los cubrieron menos, lo cual concuerda con el aumento en la riqueza de insectos del jardín (Fig. 1 y Fig. 2).

El análisis de conglomerado también se ve influenciado por el orden de colonización. La similitud entre los pedazos de carne pequeño y mediano en el bosque y en el jardín para el primer día (Fig. 4) se debe a que en el bosque las especies que llegaron primero fueron fóridos y otras moscas de menor tamaño en comparación con avispas como *A. panamensis*, que colonizaron principalmente los pedazos más grandes. Estos individuos más grandes empujan a las especies menores a pedazos de carne más pequeños. En el jardín se debió principalmente a que las *Azteca* cubrían más los pedazos de 50 cm², dejando los otros dos tamaños con más área disponible para otras especies. Esto se repite en el tercer día en el jardín, en donde la actividad de bloqueo pasivo de estas hormigas sigue siendo igual de fuerte. En el tercer día del bosque se parecen más los pedazos medianos y grandes. Esto concuerda con una disminución en el número de avispas y un aumento en la abundancia de califóridos y otras moscas más grandes. En el quinto día del bosque la carne de 10 cm² y 25 cm² vuelven a ser las más similares porque la colonización de califóridos y sarcófágidos aumenta y ocupan principalmente los pedazos de carne más grandes, empujando a los insectos más pequeños a los pedazos menores. Esto no es por un comportamiento agresivo, sino por el hacinamiento que había en los pedazos más grandes. En el jardín, en cambio, se asemejan más los pedazos de 25 cm² y 50 cm², que concuerda

con la disminución de la actividad de *Azteca* y la llegada de moscas en mayor cantidad por la descomposición del recurso.

Con respecto a los estimadores que aparecen en el Cuadro 4, es muy probable que la falta de significancia en la mayoría se deba a un problema con el tamaño de muestra, así como el caso de las morfo-especies que no se ajustaron al modelo. Tal vez con más individuos por cada morfo-especie habría sido más fácil ajustar los datos al modelo. Puede que esto se solucione utilizando pedazos de carne mayores, que atraigan más insectos. Otro punto que sería importante tomar en cuenta para futuras investigaciones es cuantificar el efecto que las demás especies tengan sobre cada una.

Las avispas dejaron de ser frecuentes cuando la descomposición de la carne aumentó (Cuadro 4) porque estos insectos tienen una preferencia por la carne fresca, la cual pueden localizar con mucha facilidad (O'Donnell 1995). Esto explica que su colonización fuera tan efectiva los primeros días. En ese mismo estudio se reporta una gran variedad de hábitats para estas avispas, por lo que el hecho de que *A. centralis* y *P. emaciata* tiendan a ser más abundantes en el bosque puede deberse al sitio donde se encuentra ubicado el nido y el rango de forrajeo que tienen las obreras.

Las abejas sin aguijón *Melipona* 1 y *T. fulviventris* tienden a ser más abundantes cuando la descomposición de la carne es mayor (Cuadro 4). Estas abejas son necrófagas facultativas y suelen usar la carroña como fuente de proteína y material para construir el nido (Baughmartner & Roubik 1989). *Melipona* 2 y *T. fulviventris* (aunque no es significativo) tienden a ser más abundantes en el bosque. Dado que construyen sus nidos dentro de troncos huecos, es más fácil encontrar este sustrato en un bosque que en un jardín (Baughmartner & Roubik 1989). Otra razón por la que posiblemente se les observó más en los últimos días es porque la abundancia de otras especies había disminuido y tenían oportunidad de aterrizar en la carne. En el primer día o el tercero se les había visto volar alrededor de los bloques, pero por la actividad que había en la carroña y la cantidad de insectos consumiendo e interactuando, no encontraban sitio para aterrizar.

En cuanto a los fóridos, el richardido y los estafilínidos (Cuadro 4), es probable que el bosque favorezca su abundancia porque es un ecosistema que brinda más recursos alternos que el jardín (Kamm *et al.* 1987; Chazimanolis *et al.* 2004). Como la carroña no es un recurso que siempre está disponible, es más ventajoso para estas especies vivir en el bosque, donde pueden sobrevivir a partir de otros recursos. Los ulididos, en cambio, tienden a ser más abundantes en el jardín. Los miembros de esta familia, además de habitar zonas boscosas, se encuentran en pastizales y cultivos (Seal *et al.* 1996). Cerca del jardín de la estación hay varios potreros y una plantación abandonada de cacao (*Theobroma cacao*). Es probable que estas moscas provengan de esos ambientes, sin olvidar también la conformación de un jardín.

Algo que todas las especies tuvieron en común cuando se analizó la competencia fue que la estrategia predominante fue el consumo. Las otras formas de competencia sucedieron en menor medida. Interferir con el consumo de otro individuo trae más costos que beneficios, pues afecta el propio consumo y, por lo tanto, afecta la tasa de crecimiento o reproducción (Amarasekare 2002). Por eso es mejor para los insectos consumir todo lo que puedan en lugar de pelear el recurso mientras otros consumen.

Algo más que vale destacar es que la interferencia, por lo que se observó, se da contra aquellas especies que podrían presentar rivalidad contra el organismo. Por ejemplo, las diferentes especies de hormigas que se registraron hacían caso omiso a las moscas, pero se volvían muy agresivas contra las avispas, sin importar el tamaño. Cabe la posibilidad de que un animal de alguna forma sepa qué organismos son una verdadera competencia e invierta energía compitiendo contra ellos. Para las hormigas, las moscas no eran una amenaza porque estas consumen los fluidos de la carroña, pero una avispa corta pedazos grandes de la carne y se los lleva al nido. Esto hace que el recurso se reduzca y las hormigas pierden la oportunidad de consumirlo, por lo que es mejor para ellas evitar que esto ocurra.

En califóridos, según lo que se observó, la competencia interespecífica consistió básicamente en bloqueos pasivos. En la Fig. 5 se observa que este tipo de competencia tiende a disminuir con el paso de los días. Estas moscas son atraídas por el olor de la carroña, que es más fuerte a partir del tercer día (Ives 1991). A partir de ese día esta familia se volvió más abundante y ocupó varios bloques completamente. Puede ser que las otras especies, al ver la carne tan ocupada, no se acercaran a comer o buscaran pedazos más libres para no interactuar tanto con estas moscas, reduciéndose el conteo de competencia interespecífica. Los pedazos de carne más grandes sí aumentaron esta competencia, pero simplemente por el hecho de que estos pedazos eran los más hacinados: moverse significaba estorbarle a otros insectos. A nivel intraespecífico la disminución en el bloqueo pasivo al aumentar el tiempo de putrefacción puede deberse a que las moscas de esta familia iban y venían, desocupando espacios que eran ocupados por otras califóridos. Las que habían llegado de último se quedaban alrededor del bloque perchadas en alguna superficie, esperando un campo libre tal vez para reducir la pérdida de energía en conflictos.

La competencia interespecífica de las hormigas en el bosque fue menor que en el jardín (Fig. 6). Esto probablemente se deba a la estrategia de colonización del recurso. En el bosque las especies de hormigas que llegaban eran *Camponotus* o *Atta* (Cuadro 1), entre otras, que sólo rondaban por la zona. En el jardín, en cambio, las *Azteca* parecían percibir mejor el recurso y reclutaban otras obreras con mayor eficiencia. Por otra parte, este tipo de competencia tendió a aumentar con el paso del tiempo y entre más grande era el pedazo de carne. Esto se observó principalmente en el jardín y corresponde básicamente al bloqueo pasivo de las obreras de *Azteca* cubriendo la carne. Aunque en el tercer y quinto día la actividad de estas hormigas disminuyó, el bloqueo aumentó respecto al consumo.

Los milíquidos, a pesar de ser moscas pequeñas, presentaron competencia interespecífica, la cual aumentaba entre más grande fuera el tamaño de carne (Fig. 7). Sin embargo, la probabilidad asociada al estimador de esta categoría está muy cercana al límite de confianza, por lo que no se puede decir que sea una tendencia fuerte (Cuadro 5). De todas formas, la forma de competencia interespecífica que se observó fue el bloqueo pasivo, por lo que no se trata de un comportamiento agresivo, sino accidental.

En sarcófágidos lo que afectó su competencia fue el grado de descomposición de la carne. Al igual que los califóridos, estas moscas son atraídas por el olor de la carne en descomposición (Ives 1991). Pero, a diferencia de los califóridos, presentan un aumento en su competencia interespecífica e intraespecífica pasiva (Fig. 8). Estas moscas tenían un comportamiento más agresivo hacia otras especies y volaban rápidamente sobre la carne,

aterrizando de golpe y espantándolas, así como rápidos acercamientos para embestir. La especie grande de sarcófagos que se observó era más agresiva y, al parecer, territorial, pues incluso espantaba a otras moscas cuando estaba fuera de los pedazos de carne.

Las avispas, principalmente en el bosque, aumentaron su competencia interespecífica al aumentar el tiempo de descomposición (Fig. 8). En el bosque se debió a la llegada de una mayor cantidad de moscas por el olor de la carne pudriéndose. La principal forma de bloqueo fue de forma pasiva y se daba cuando la avispa intentaba aterrizar en la carne. Por ser más grandes que las demás moscas, tendían a alejarlas. En el jardín el bloqueo fue más activo, porque debían defenderse de las hormigas que había en los pedazos de carne, que las mordían en las patas para espantarlas.

Con todo esto se puede mostrar cómo la carroña modela a la comunidad de insectos necrófagos. Los recursos efímeros como este pueden sostener una gran diversidad de especies al reducir la exclusión y permitir la coexistencia por la sucesión de especies que provocan sus cambios (Kemp & Alcock 2003). Además, es un recurso con diversidad de nichos que promueven la coexistencia al disminuir el traslape (McKinnerney 1978). Los cambios por descomposición especifican qué insectos pueden utilizar el recurso. Que esto signifique un aumento o una reducción de la abundancia de la comunidad dependerá de las características del ecosistema donde el recurso esté y del orden en que las especies colonicen el sustrato, así como de su abundancia. Del mismo modo, la competencia, que también varía con las condiciones del recurso, es un factor importante que determina cómo se conforma la comunidad, pues de ella depende las especies que pueden integrarse, las que son rechazadas y las que pueden coexistir.

Agradecimientos

A Eduardo Chacón, Jorge Lobo y Federico Bolaños por ayudar con el ordenamiento de datos y sugerencias sobre el análisis estadístico. A Esteban Brenes por el apoyo a la hora de montar el anteproyecto. Y a Paul Hanson y Marianela Solís por la identificación de los insectos. A todos muchas gracias.

Bibliografía

- Amarasekare, P. 2002. Interference competition and species coexistence. *Proceedings: Biological Science* 269:2541-2550.
- Baugmartner, L. & D.W. Roubik. 1989. Ecology of necrophilus and filth-gathering stingless bees (Apidae: Meliponinae) of Peru. *Journal of the Kansas Entomological Society* 62:11-22.
- Braack, L.E.O. 1987. Community dynamics of carrion-attendant arthropods in tropical African woodland. *Oecologia* 72:402-409.
- Chatzimanolis, S., J.S. Ashe & R.S. Hanley. 2004. Diurnal/nocturnal activity of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) on Barro Colorado Island, Panama assayed by flight intercept trap. *The Coleopterist Bulletin* 58:569-577.
- Heard, S.B. 1994. Processing chain ecology: resource condition and interspecific interactions. *Journal of Animal Ecology* 63:451-464.
- Holdridge, L. 1957. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105:367-368.

- Ives, A.R. 1991. Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecological Monographs* 61:75-94.
- Kamm, J.A., R.G. Buttery & W.H. Robinson. 1987. An attractant for mushroom flies (Diptera: Phoridae). *Journal of the New York Entomological Society* 95:19-22.
- Kemp, D.J. & J. Alcock. 2003. Lifetime resource utilization, flight physiology, and the evolution of contest competition in territorial insects. *The American Naturalist* 162:290-301.
- Kneidel, K.A. 1984. Competition and disturbance in communities of carrion-breeding dipteran. *Journal of Animal Ecology* 53:849-865.
- Kuusela, S. 1983. Community structure of carrion flies along an island gradient. *Holarctic Ecology* 6:372-380.
- Kuusela, S. & I. Hanski. 1982. The structure of carrion fly communities: the size and the type of carrion. *Holarctic Ecology* 5:337-348.
- McKinnerney, M. 1978. Carrion communities in the northern chihuahuan desert. *The Southwestern Naturalist* 23:563-576.
- O'Donnell, S. 1995. Necrophagy by neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). *Biotropica* 27:133-136.
- Price, P.W. 1992. The resource-based organization of communities. *Biotropica* 24:273-282.
- Sakai, S. 2002. *Aristolochia* spp. (Aristolochiaceae) pollinated by flies breeding on decomposing flowers in Panama. *American Journal of Botany* 89:527-534.
- Sanders, N.J. & D.M. Gordon. 2003. Resource-dependent interactions and the organization of desert ant communities. *Ecology* 84:1024-1031.
- Schoenly, K. & W. Reid. 1987. Dynamics of heterotrophic succession in carrion arthropod assemblages: discrete seres or a continuum of change? *Oecologia* 73:192-202.
- Seal, D.R., R.K. Jansson & K. Bondari. 1996. Abundance and reproduction of *Euxesta stigmatis* (Diptera: Otitidae) on sweet corn in different environmental conditions. *The Florida Entomologist* 79:413-422.
- Sharanowski, B.J., E.G. Walker & G.S. Anderson. 2008. Insect succession and decomposition patterns on shaded and sunlit carrion in Saskatchewan in three different seasons. *Forensic Science International* 179:219-240.
- Wilson, E.E. & E.M. Wolkovich. 2011. Scavenging: how carnivores and carrion structure communities. *Trends in Ecology & Evolution* 26:129-135.
- Woodcock, B.A., A.D. Watt & S.R. Leather. 2002. Aggregations, habitat quality and coexistence: a case study on carrion fly communities in slug cadavers. *Journal of Animal Ecology* 71:131-140.

Cuadros y Figuras

Cuadro 1: Conteo máximo de individuos de las morfo-especies de insectos necrófagos encontrados en un bosque y un jardín en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

Orden	Familia	Morfo-especie	Bosque	Jardín	
Blattodea	-	Blattodea 1	1	0	
		Blattodea 2	1	0	
Coleoptera	Histeridae	Histeridae	1	0	
		Scarabaeidae	<i>Canthon moniliatus</i>	3	0
	Staphylinidae	<i>Canthon mutabilis</i>	0	3	
		Staphylinidae 1	2	0	
		Staphylinidae 2	0	1	
		Staphylinidae 3	1	0	
		Staphylinidae 4	1	0	
Diptera	Calliphoridae	Calliphoridae	28	10	
	Micropezidae	Micropezidae 1	2	1	
		Micropezidae 2	3	4	
	Milichiidae	Milichiidae	4	10	
	Neriidae	Neriidae	1	0	
	Phoridae	Phoridae amarillo	6	1	
		Phoridae negro	10	5	
		Phoridae rayado	10	1	
	Richardiidae	Richardiidae	3	0	
	Sarcophagidae	Sarcophagidae grande	2	1	
		Sarcophagidae peq	10	5	
	Ulidiidae	Ulidiidae 1	1	2	
		Ulidiidae 2	2	3	
	Hymenoptera	Apidae	<i>Melipona</i> 1	1	1
			<i>Melipona</i> 2	1	0
			<i>Trigona fulviventris</i>	1	1
		Formicidae	<i>Atta</i> sp.	14	0
<i>Azteca</i> sp.			0	40	
<i>Camponotus</i> grande			6	0	
<i>Camponotus</i> peq 1			15	0	
<i>Camponotus</i> peq 2			0	3	
<i>Camponotus</i> peq 3			0	70	
<i>Crematogaster</i>			60	0	
<i>Solenopsis</i>			0	2	
Vespidae		<i>Agelaia centralis</i>	1	2	
		<i>Agelaia panamensis</i>	4	1	
		<i>Polybia emaciata</i>	2	2	
Orthoptera	Gryllidae	Gryllidae	1	0	

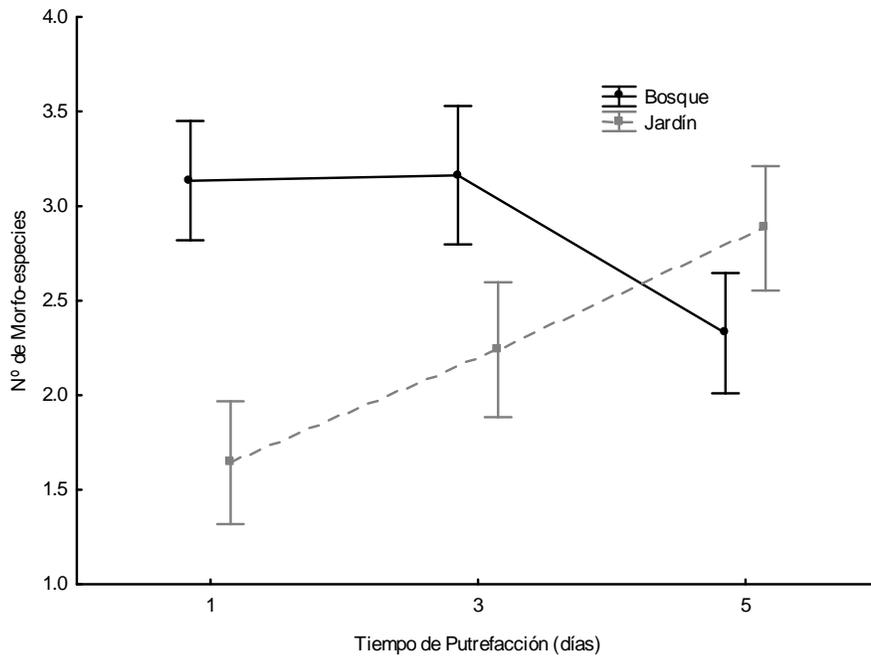


Fig. 1: Cambio en el número de morfoespecies (\pm DE) de insectos necrófagos de un jardín y un bosque en carne de res a lo largo de cinco días de putrefacción.

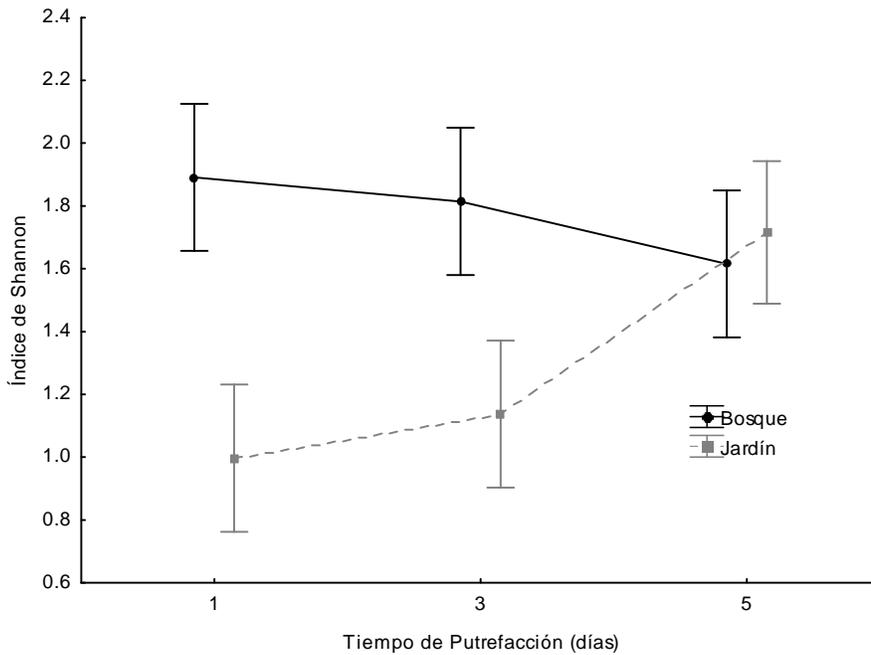


Fig. 2: Cambio en el Índice de Shannon (\pm DE) de especies de insectos necrófagos de un jardín y un bosque en carne de res a lo largo de cinco días de putrefacción.

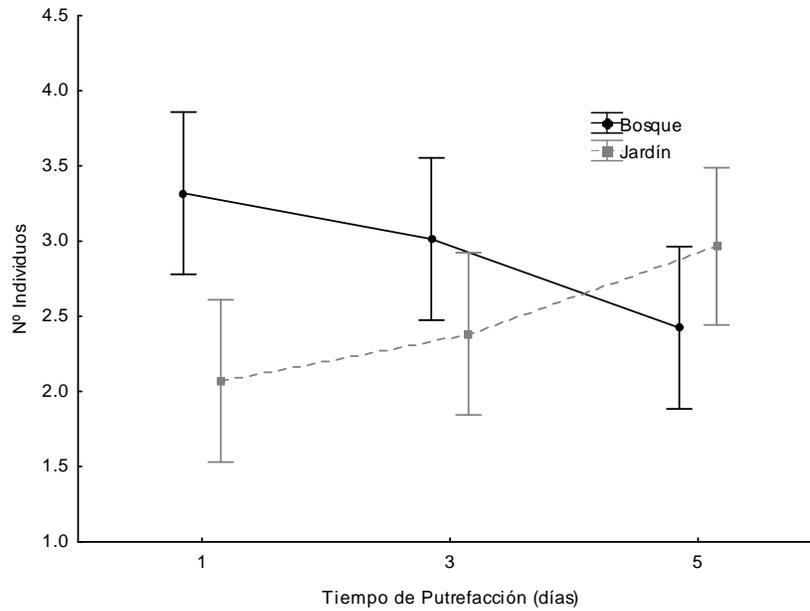


Fig. 3: Cambio en la abundancia promedio (\pm DE) de individuos de especies de insectos necrófagos de un jardín y un bosque en carne de res a lo largo de cinco días de putrefacción.

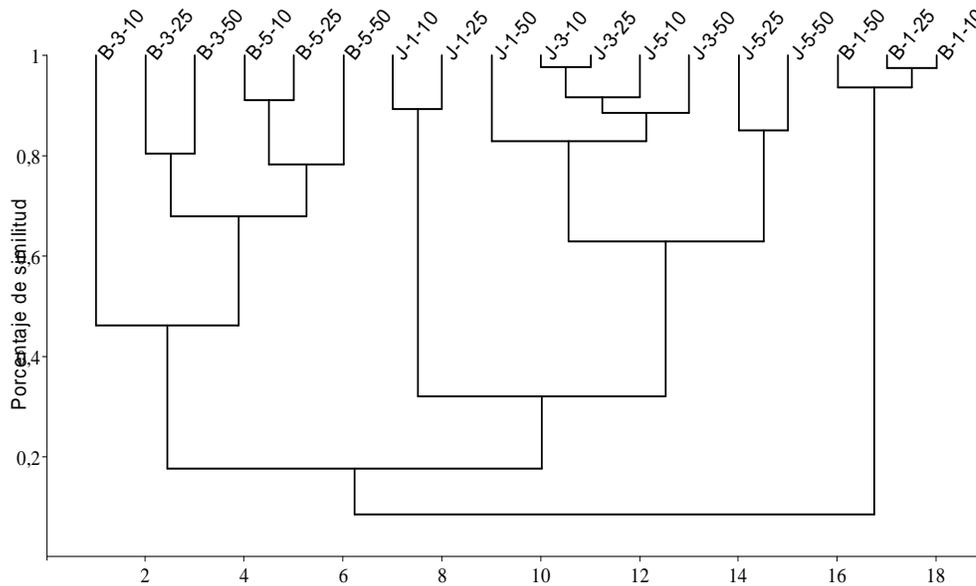


Fig. 4: Análisis de conglomerado de similitud entre tamaños de carne (10 cm², 25 cm² y 50 cm²) en dos sitios (Bosque y Jardín) durante cinco días según la diversidad de insectos necrófagos encontrados (índice de Morisita).

Cuadro 2: Estimadores del efecto del sitio (con respecto a bosque) y el tiempo de putrefacción en la abundancia de cada morfo-especie encontrada en la carne en

putrefacción según el análisis de regresión logística. Los estimados significativos están marcados con asteriscos: * $p < 0.05$. ** $p < 0.01$. *** $p < 0.001$.

Especie	Sitio (Bosque)	Día
<i>Agelaia centralis</i>	-3.05	***-5.79
<i>Agelaia panamensis</i>	*6.81	** -4.74
Blattodea 1	2.75	-8.19E-17
Blattodea 2	2.55	-1.09E-16
<i>Camponotus grande</i>	6.51	-0.10
<i>Camponotus peq 2</i>	-5.43	-5.35
<i>Canthon moniliatus</i>	6.81	0.10
<i>Canthon mutabilis</i>	-5.34	5.27
Gryllidae	5.51	-8.24E-01
Histeridae	3.05	3.80E-01
<i>Melipona 1</i>	-3.39	**5.16
<i>Melipona 2</i>	**2.98	2.91
Micropezidae 1	3.63	3.80E-01
Neriidae	2.55	-3.39E-16
Phoridae Amarillo	***8.91	** -5.86
<i>Polybia emaciata</i>	***2.88E-17	***-6.04
Richardiidae	***9.39	-2.77
Sarcophagidae grande	2.82	-9.05E-14
<i>Solenopsis</i>	5.44	-5.36
Staphylinidae 1	**3.96	-6.15E-01
Staphylinidae 2	2.55	-1.09E-16
Staphylinidae 3	**2.98	2.91
Staphylinidae 4	**3.50	7.24E-01
<i>Trigona fulviventris</i>	2.87	**3.30
Ulidiidae 1	** -5.86	2.72

Cuadro 3: Estimadores del efecto del sitio (con respecto a bosque), el tiempo de putrefacción y el tamaño de carne en la competencia (con respecto a Sólo Consumo) de las familias encontradas en la carne en putrefacción según el análisis de regresión logística. Los estimados significativos están marcados con asteriscos: * $p < 0.05$. ** $p < 0.01$. *** $p < 0.001$.

Familia	Variable	Interespecífica		Intra activa		Intra pasiva	
		Estimador± Error Stnd	X ²	Estimador± Error Stnd	X ²	Estimador± Error Stnd	X ²
Calliphoridae	Sitio	-0.15±0.163	0.85	4.49±39.95	0.01	5.36±37.4	0.02
	Día	-0.65±0.13	23.61***	3.95±22.71	0.03	-1.16±0.26	19.71***
	Tamaño	0.31±0.12	6.81**	-0.13±0.35	0.14	5.29±27.33	0.04
Formicidae	Sitio	-0.22±0.06	12.58**	-	-	-	-
	Día	0.72±0.05	178.15***	-	-	-	-
	Tamaño	0.56±0.03	328.6***	-	-	-	-
Milichiidae	Sitio	-0.20±0.43	0.21	-5.69±83.81	0.00	-4.76±74.43	0.00
	Día	6.25±55.98	0.01	0.64±0.34	3.52	5.50±55.46	0.01
	Tamaño	0.75±0.36	4.21*	0.55±0.37	2.22	4.76±47.92	0.01
Sarcophagidae	Sitio	-0.43±0.26	2.79	0.12±0.45	0.07	-0.25±0.29	0.75
	Día	0.47±0.21	4.75*	0.46±0.36	1.62	0.74±0.30	6.15*
	Tamaño	0.00±0.17	0.00	-0.07±0.27	0.07	0.42±0.28	2.32
Vespidae	Sitio	-0.72±0.43	2.88	-	-	-	-
	Día	1.12±0.48	5.49*	-	-	-	-
	Tamaño	0.04±0.23	0.03	-	-	-	-

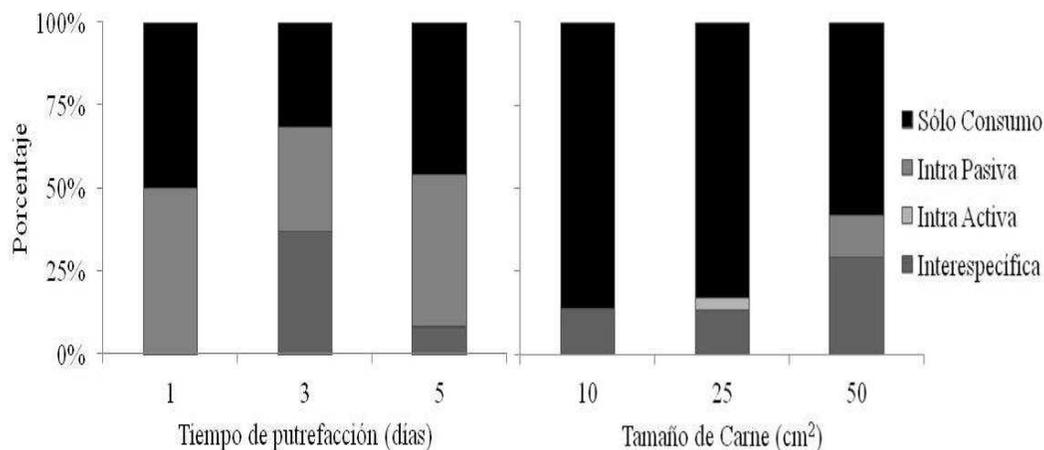


Fig. 5: Efecto del tiempo de putrefacción (1, 3 y 5 días) y el tamaño de la carne (10 cm², 25 cm² y 50 cm²) en la competencia de califóridos (con respecto a sólo consumo).

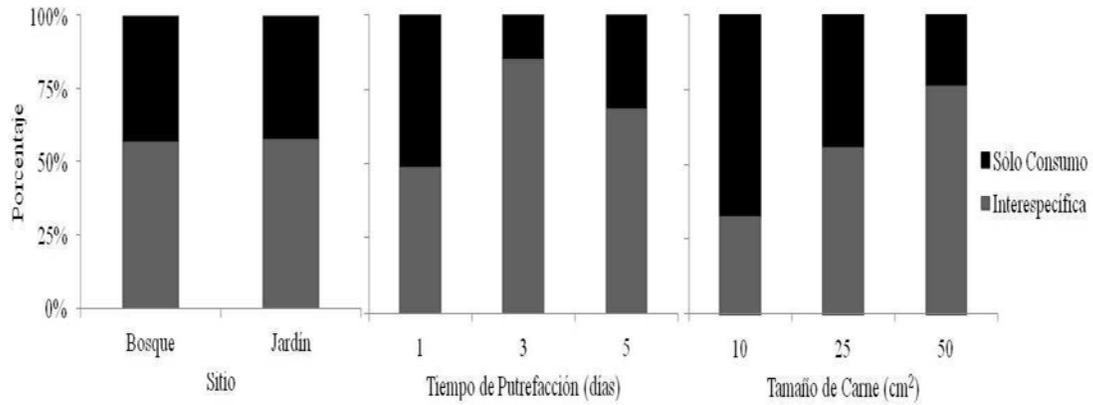


Fig. 6: Efecto del sitio (con respecto a bosque), el tiempo de putrefacción (1, 3 y 5 días) y el tamaño de la carne (10 cm², 25 cm² y 50 cm²) en la competencia de formícidos (con respecto a sólo consumo).

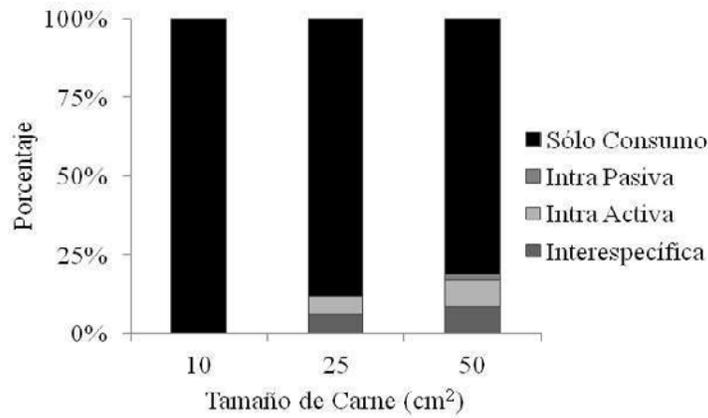


Fig. 7: Efecto del tamaño de la carne (10 cm², 25 cm² y 50 cm²) en la competencia de milíquidos (con respecto a sólo consumo).

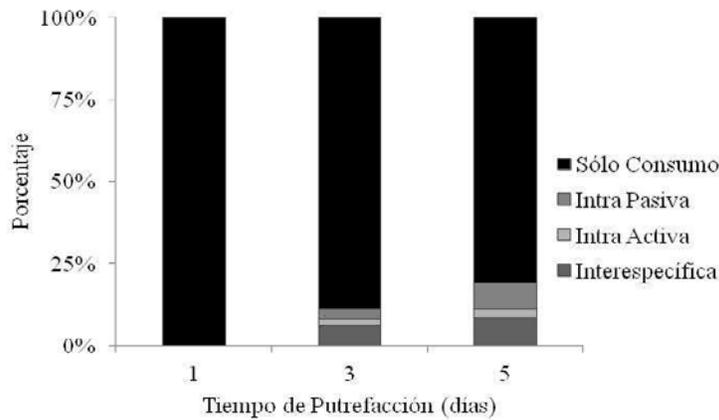


Fig. 8: Efecto del tiempo de putrefacción (1, 3 y 5 días) en la competencia de sarcófágidos (con respecto a sólo consumo).

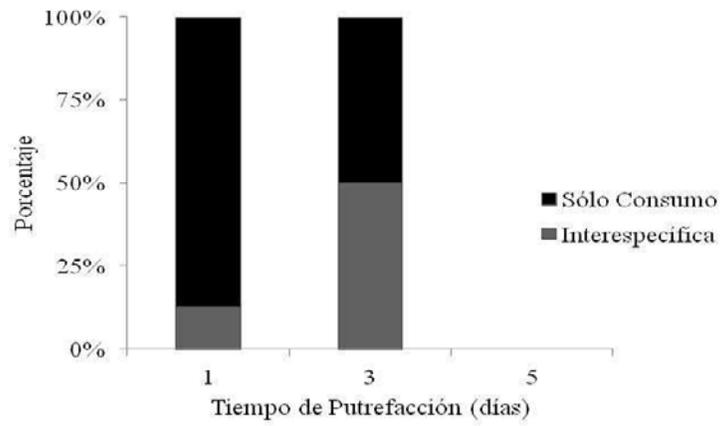


Fig. 9: Efecto del tiempo de putrefacción (1, 3 y 5 días) en la competencia de véspidos (con respecto a sólo consumo).

Relación entre la morfología y posicionamiento de los nidos de *Tapinoma inrectum* (Dolichoderinae: Formicidae) y las hojas usadas como sustrato de los nidos, en la Península de Osa, Costa Rica

Marianela Solís-DelValle

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; marianelasdv@gmail.com

Resumen: *Tapinoma inrectum* es una hormiga con un hábito de anidamiento muy distintivo (Forel 1908) ya que construyen pequeños nidos de cartón en el envés de las hojas en palmas y en varias familias de plantas dicotiledóneas (Black 1987). Se determinó la relación que existe entre la morfología y posición del nido, y la morfología de la hoja en la que este se encontraba. Se observó que existe correlación entre el tamaño y forma del nido con el tamaño y forma de la hoja. También se determinó que entre más grande el nido su altura y número de entradas aumenta. La mayoría de los nidos se encuentran en una posición media con respecto al eje longitudinal y media con respecto al eje transversal de la hoja.

El 100% de los nidos se encontraron en el envés, sobre la vena central de las hojas en plantas dicotiledóneas y utilizando 1 o 2 venas paralelas en plantas monocotiledóneas. Hacer crecer los nidos longitudinalmente puede indicar un aprovechamiento de la estabilidad que da la venación de las hojas. También, el construir sus nidos en el envés de las hojas puede traerle beneficios a la colonia como protección ante depredadores y ante diferentes factores del clima.

Palabras clave: Hormiga, arquitectura, tamaño, colonia, planta.

La construcción de nidos es un comportamiento casi universal en las hormigas (Wheeler 1910), la mayoría de las especies mantienen sus colonias en el suelo pero otras especies los construyen en grietas, madera podrida, en partes especializadas de plantas, en nidos de cartón a los lados de los árboles y en superficies de hojas (Black 1987). Publicaciones con descripciones de nidos, colonias y ecología de hormigas que anidan en superficies de las hojas son muy poco frecuentes y limitados.

Tapinoma inrectum es una hormiga que habita en las tierras bajas de bosques húmedos. Tienen un hábito de anidamiento muy distintivo y gracias a este se vuelve más fácil identificarlas en el campo que con especímenes en el laboratorio (Forel 1908). Ellas construyen pequeños nidos de cartón en el envés de las hojas. A menudo se pueden encontrar nidos en varias hojas de la misma planta, lo que sugiere polidomía (Forel 1912), lo que significa que una colonia puede estar distribuída en varios nidos.

Se ha observado que *T. inrectum* anida en palmas y en varias familias de plantas dicotiledóneas (Black 1987). Estos nidos son fabricados con materiales del suelo y son duros cuando se secan, tienen muchas entradas distribuidas por toda su superficie. Son nidos pequeños y no tienen compartimentos obvios donde almacenen alimento o mantengan a sus crías (Black 1987). Si bien se saben ciertos detalles acerca de ellos, no se han hecho observaciones sobre la forma y tamaño del nido y su posición con respecto a la forma y tamaño de la hoja donde se encuentran. El objetivo del presente trabajo es determinar si existe relación entre la morfología y posición del nido, y la morfología de la hoja en la que se encuentran.

Se estudió si el área del nido cambia con respecto al área de la hoja; si el largo y ancho del nido cambian conforme cambia el largo y el ancho de la hoja; y si la altura del

nido y el número de entradas que este posee varían según el área del mismo. También quisimos ver si la posición en la que las hormigas colocan el nido en la hoja se ve afectada por el largo y el ancho de ésta, sin hacer distinción de las especies de plantas.

Materiales y métodos

El trabajo se realizó en el área perteneciente a la Fundación Neotrópica, en Agua Buena de Rincón de la península de Osa a 148 msnm (8° 42' 11'' N, 83° 30' 52'' O). Se recolectaron hojas de cualquier planta que tuvieran nidos de *T. inrectum* y se llevaron al laboratorio, donde se les midió la máxima altura a cada uno con un calibrador vernier y se les tomaron fotos con una escala en milímetros para luego procesar las imágenes en el programa ImageJ 1.45s. Con este programa se tomaron medidas del área de la hoja ocupada por el nido, y el área total de la hoja, largo (a_1) y ancho (a_2) de la hoja (Fig. 1) y el largo (b_1) y ancho (b_2) del nido (Fig. 1), las distancias entre el nido y el ápice (c) (Fig. 1), y el lado izquierdo de la hoja (d) (Fig. 1). Se hicieron análisis de regresión lineal y ANOVAs para determinar si el área, largo y ancho del nido de *T. inrectum* varía con respecto al área de la hoja ocupada por el nido, largo y ancho de la hoja en el que este se encuentre, también para averiguar si la altura y el número de entradas (Fig. 2) de los nidos varía con respecto al área de la hoja ocupada por el nido y para determinar el sitio en la hoja en el que las hormigas construyen sus nidos las hojas se dividieron en tres sectores con respecto al eje longitudinal (apical, medio y basal) y al eje transversal (lado izquierdo, centro y lado derecho) y se realizaron pruebas X^2 para determinar si las frecuencias en cada posición de la hoja eran iguales. Estos análisis se hicieron con el programa Microsoft Excel® y StatPlus®.

Resultados

Se obtuvo del campo un total de 64 nidos, los cuales se encontraron en hojas de diferentes familias de dicotiledóneas y monocotiledóneas (3 en monocotiledóneas y 61 en dicotiledóneas). El 100% de los nidos se encontraron en el envés de la hoja y sobre la vena central de esta en plantas dicotiledóneas y utilizando 1 o varias venas paralelas en plantas monocotiledóneas. Las mediciones de área, largo y ancho de cada uno se muestran en el Cuadro 1. Se encontró que el promedio el alto de los nidos es de 0.69 ± 0.01 cm, y el número de entradas que estos poseen es de 36.5 ± 1.8 .

El área del nido tiene apenas una dependencia leve con el área de la hoja ($F=3.90$; $gl=1$; $p \leq 0.052$; $b=0.0043$; Fig. 3). El largo del nido tiene una relación de longitud similar al largo de la hoja ($F=10.68$; $gl=1$; $p < 0.001$; $b=0.0417$; Fig. 4) igualmente entre el ancho del nido y de la hoja ($F=4.80$; $gl=1$; $p < 0.001$; $b=0.0384$; Fig. 5), sin embargo se puede apreciar como el largo tiene una pendiente un poco mayor que el ancho. Se puede observar que entre más grande el nido su altura aumenta ($F=5.84$; $gl=1$; $p \leq 0.018$; $b=0.0176$; Fig. 6) y más entradas posee este ($F=82.33$; $gl=1$; $p < 0.001$; $b=3.9212$; Fig. 7).

La mayoría de los nidos se encontraron en una posición media con respecto al eje longitudinal de la hoja ($X^2=41.38$; $gl=2$; $p < 0.001$), algunos en el sector apical, y no se encontró ninguno en el sector basal (Fig. 8). Con respecto al eje transversal de la hoja prácticamente todos se encontraron en la parte central ($X^2=89.66$; $gl=2$; $p < 0.001$; Fig. 9).

Discusión

T. inrectum se ve parcialmente influenciada por el tamaño de las hojas para definir el tamaño de sus nidos, los nidos varían en forma similar si se trata del ancho o del largo, sin embargo se vio como el largo tiene una rapidez de crecimiento levemente mayor lo que puede indicar que entre mas pequeño un nido, más circular es su forma, y conforme va creciendo se va haciendo mas alargado. Un nido más grande puede pesar más, lo que implicaría una mayor perdida en la estabilidad de la hoja en la que se encuentran, por lo que es de gran ayuda hacerlos crecer hacia lo largo, ya que se aprovecha más la estabilidad que le da la vena central a las hojas en caso de las dicotiledóneas y la venación paralela en las monocotiledóneas (Roth-Nebelsick *et al.* 2001).

Para *T. inrectum*, el construir sus nidos en el envés de las hojas puede haberles beneficiado como protección ante depredadores y ante diferentes factores del clima, esto debido a que al estar el nido en el envés de la hoja, la lámina funciona como un techo que protege de la lluvia, sol, viento y otros factores climáticos, además de parasitoides y otros insectos voladores que pueden atacar a la colonia. Al ser el peciolo la única forma en la que puede llegar un individuo caminador, hace que se convierta en un lugar más seguro ya que al haber sólo una vía muy angosta de entrada restringe el paso de posibles depredadores y otros organismos que podrían causar daño a la colonia. Aún así construir el nido muy cerca del peciolo o de las orillas de la hoja disminuiría los beneficios de este, por lo que parece buena estrategia hacerlos en el centro de la hoja o acercándose, pero no hasta el extremo para no sacrificar la estabilidad en la hoja.

El aumentar el área del nido permite un aumento en la altura de este y en el número de entradas, esto puede deberse a un aumento en el tamaño de la colonia (Janzen 1973). Sin embargo, no estamos seguros de eso, se recomienda contar el número total de individuos de varios nidos y compararlos con el tamaño de estos. Sin embargo, el tamaño de una colonia de hormigas puede estar limitado por el espacio en la planta. Colonias de *Azteca* construyen nidos de cartón de aproximadamente tres metros de alto sobre troncos de árboles y contienen colonias con millares de individuos, así como también se conocen colonias en África de las hormigas *Oecophylla longinoda* que une hojas formando compartimentos apretados de sus nidos en donde caben más de quinientos mil individuos (Fonseca 1993). Esto sugiere que el tamaño o morfología de los nidos puede no estar estrechamente relacionada con el tamaño de la colonia, sin embargo, es preciso hacer mas investigaciones. También se recomienda hacer un estudio sobre la morfología del nido en su interior, con observaciones al despegar el nido completo de la hoja en la que se encontraba, se ha notado que es un nido lleno de canales, sin celdas ni diferenciación en la utilización sitios (Fig. 10), sin embargo se necesitan más observaciones.

Agradecimientos

A Eric Fuchs y a Jorge Lobo por sus recomendaciones y ayuda con el trabajo, a Álvaro Picado por su ayuda en la colecta de los nidos y a la Fundación Neotrópica por permitirnos trabajar en sus instalaciones.

Bibliografía

- Black, R.W. 1987. The biology of leaf nesting ants in a tropical wet forest. *Biotropica*. 19(4): 319-325
- Fonseca, C.R. 1993. Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. *Nordic Society Oikos*. 67(3): 473-482

- Forel, A. 1908. Fourmis de Costa-Rica, récoltées par M. Paul Biolley, décrites par A. Forel. Bulletin de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles. 44: 35-72
- Forel, A. 1912. Formicides néotropiques. Part V. 4me sous-famille Dolichoderinae Forel. Memoires de la Societe Entomologique de Belgique. 20: 33-58
- Janzen, D.H. 1973. Evolution of polygynous obligate Acacia-ants in Western Mexico. Journal of Animal Ecology. 42: 727-750
- Roth-Nebelsick, A., D. Uhl, V. Mosbrugger, & H. Kerp. 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: a review. Annals of Botany. 87: 553-566.
- Wheeler, W.M. 1910. Ants: their structure, development, and behavior. Columbia University Press. 663 pp.

Cuadros y figuras

Cuadro 1: Área, largo y ancho de los nidos recolectados de *T. inrectum* y de las hojas en los que estos se encontraban.

	Área (cm ² ± DE)	Largo (cm ± DE)	Ancho (cm ± DE)
Nidos	7.36 ± 0.32	4.93 ± 0.16	2.19 ± 0.07
Hojas	177.76 ± 18.65	28.12 ± 1.54	8.95 ± 0.51

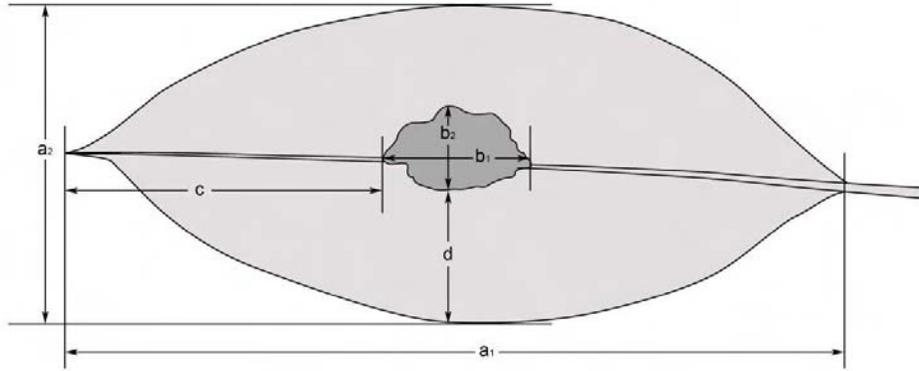


Figura 1: Diagrama de las medidas tomadas de las hojas con nidos de *T. inrectum* (todas en cm). (a_1) largo de la hoja, (a_2) ancho de la hoja, (b_1) largo del nido, (b_2) ancho del nido, (c) distancia desde el nido hasta el ápice, (d) distancia desde el nido al lado izquierdo de la hoja.



Figura 2: Nido de *T. inrectum*. Cada huequito que se ve en la capa superior del nido es una entrada.

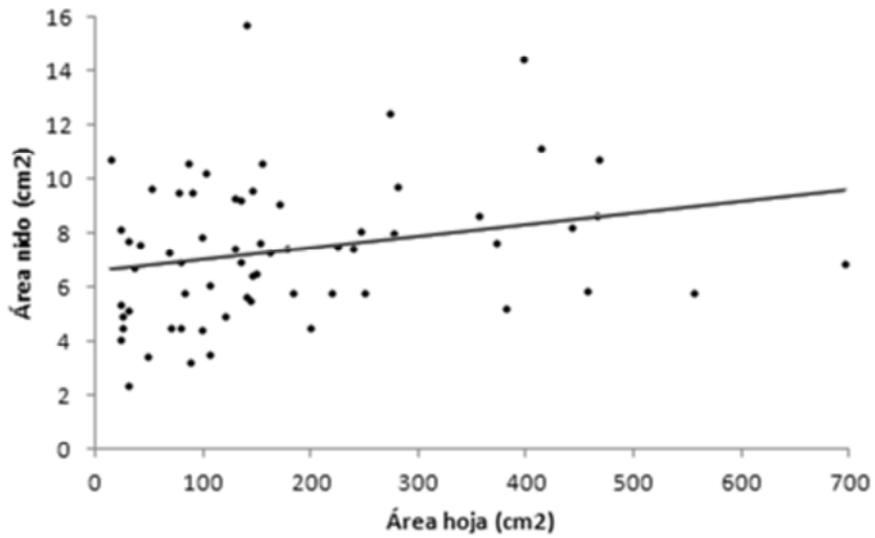


Figura 3: Relación entre el área de los nidos de *T. inrectum* con respecto al área de las hojas recolectadas ($R^2=0.059$).

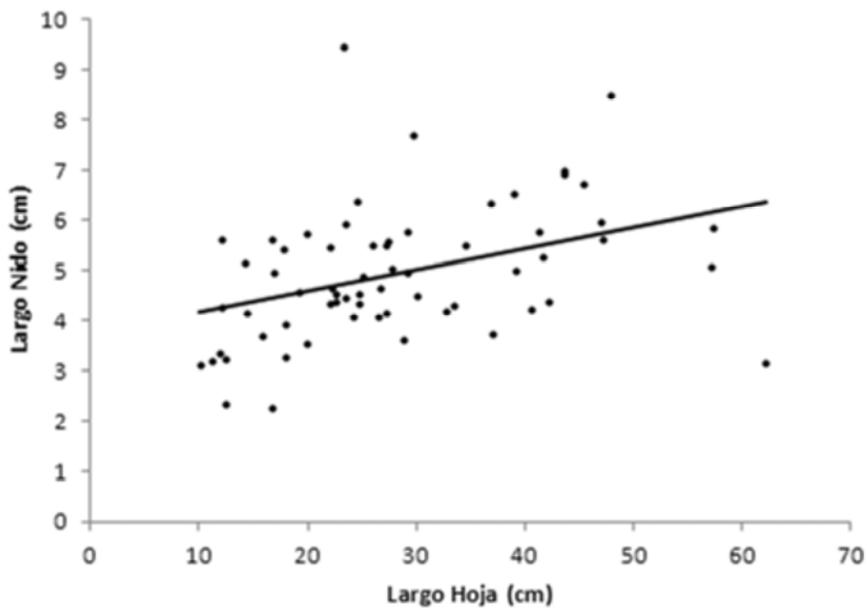


Figura 4: Relación entre el largo de los nidos de *T. inrectum* con respecto al largo de la hoja en la que se encontraban ($R^2=0.147$).

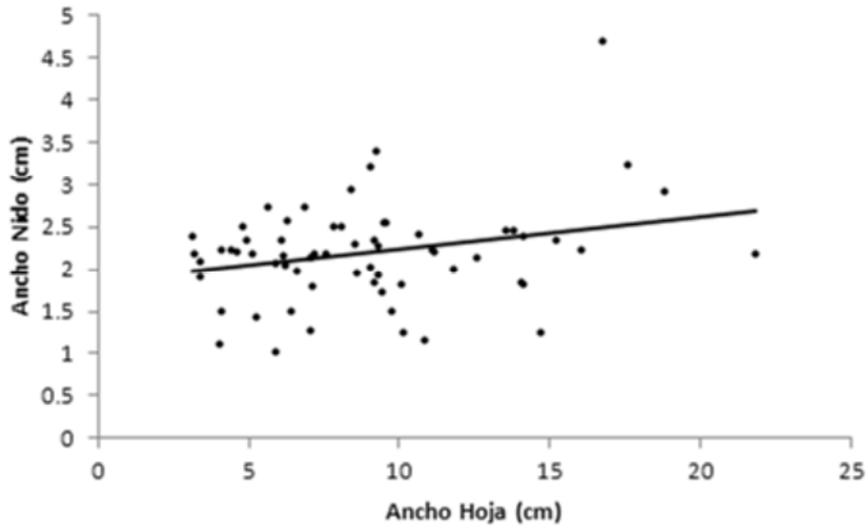


Figura 5: Relación entre el ancho de los nidos de *T. inrectum* con respecto al ancho de la hoja en la que se encontraban ($R^2=0.071$).

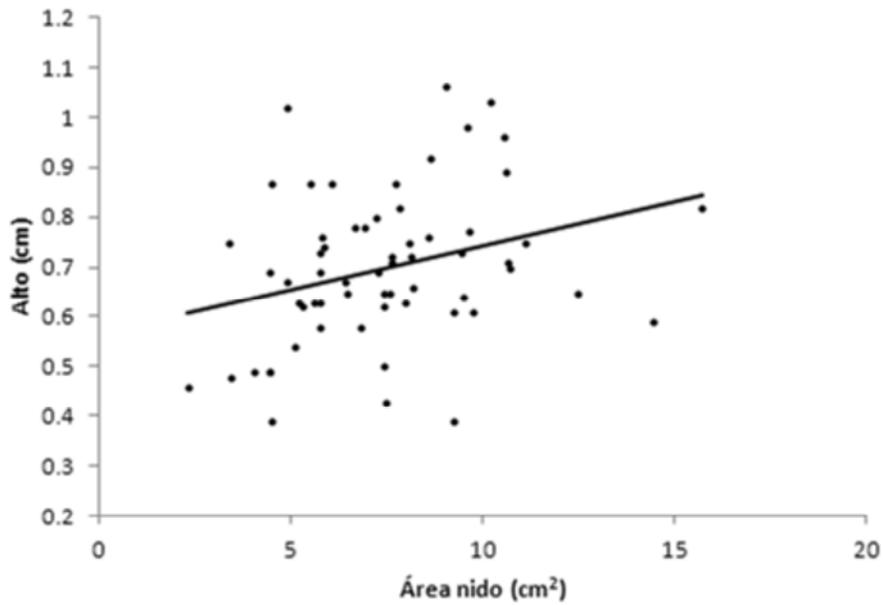


Figura 6: Relación entre el alto de los nidos de *T. inrectum* con respecto al área de estos ($R^2=0.088$).

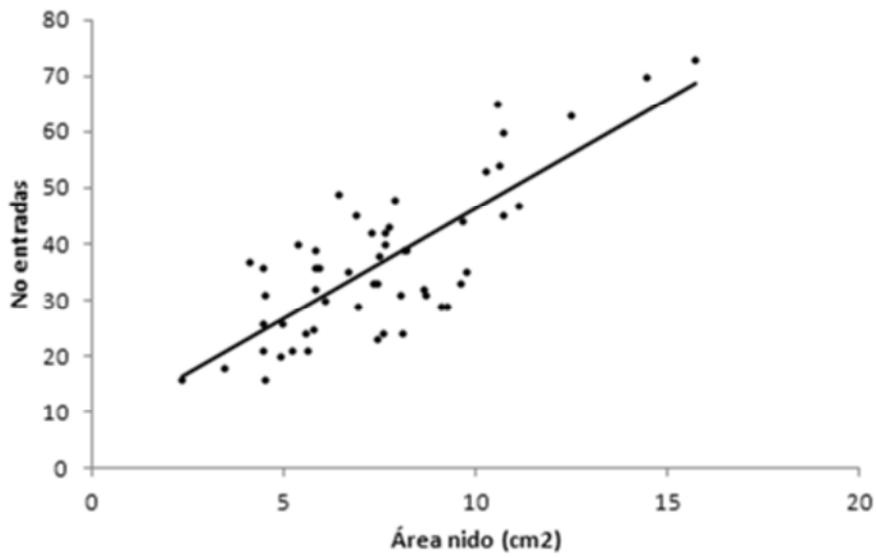


Figura 7: Número de entradas en los nidos de *T. inrectum* según el área de este ($R^2=0.612$).

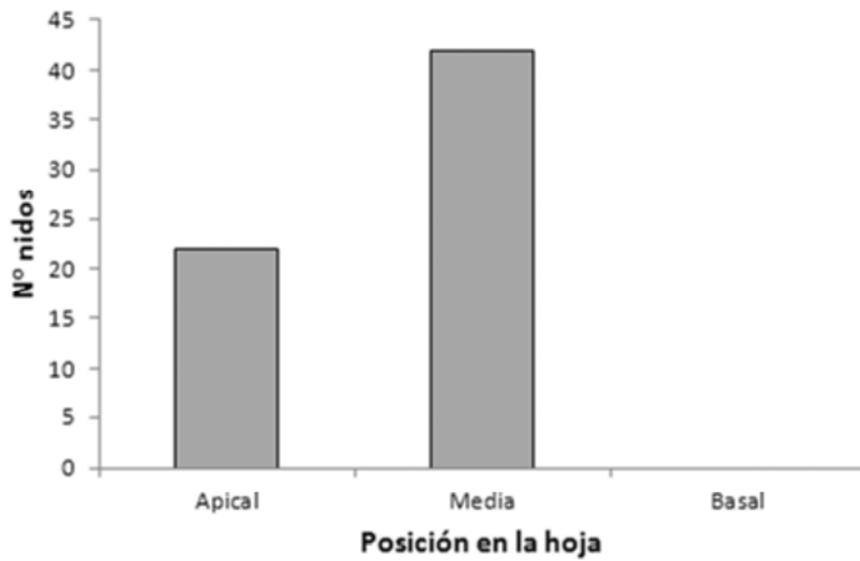


Figura 8: Preferencia de la posición en la hoja según el eje longitudinal en donde *T. inrectum* construye sus nidos.

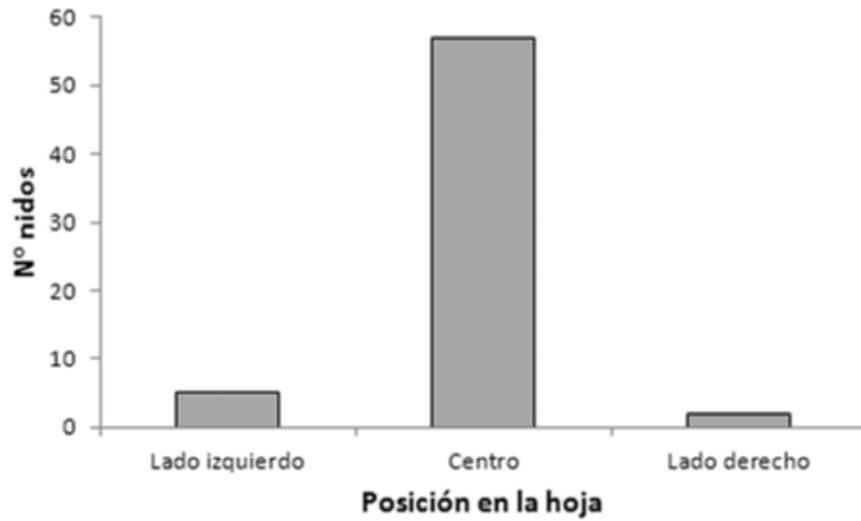


Figura 9: Preferencia de la posición en la hoja según el eje transversal en donde *T. inrectum* construye sus nidos.



Figura 10: Vista desde abajo de los canales de un nido de *T. inrectum* al ser despegado de la hoja.

Efecto de características físicas y ambientales de diferentes pozas de la quebrada Agua Buena, Rincón de Osa, en la estructura de la comunidad de peces

Álvaro Picado-Zúñiga

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; ajviru0582@gmail.com

Resumen: Son las características que los diferentes parches de hábitat presentan, así como la historia evolutiva de las especies disponibles para ocupar los parches, los que determinan los diferentes ensambles de organismos que se pueden en un determinado tiempo. En este trabajo se midieron algunas características físico-ambientales de 10 pozas ubicadas en la quebrada Agua Buena tales como; cantidad de hojarasca que entra a la poza y distancia al árbol más cercano en floración (recurso alimenticio directo o indirecto), volumen, corriente, tipo de sustrato y características de la orilla tales como vegetación y raíces. Para tratar de explicar los diferentes ensambles de peces por poza se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP) y Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC), así como ANOVAs para las variables más importantes; sustrato piedra y sustrato barro. Se estimó un total de 1359 individuos agrupados en nueve familias y once especies. La poza que presentó mayor número de especies fue la poza dos, que presentó las 11 especies. La poza con menor número de especies fue la poza nueve con 5 especies. Los análisis multivariados encontraron varias asociaciones de especies con las diferentes pozas y sus características físico-ambientales.

Palabras clave: ensambles, comunidades, pozas, tipos de sustrato, análisis multivariados.

Los ecosistemas de agua dulce son de suma importancia para el ser humano. De éstos se extrae todo tipo de recursos, incluyendo el agua potable y de riego. Al crecer la población humana, estos recursos escasean y esto pone en peligro dichos ecosistemas (Revenga *et al.* 2005). Conocer las características que hacen a los ecosistemas capaces de soportar la vida y determinar si existen algunas más influyentes, es indispensable para entender su funcionamiento y función.

Existe la hipótesis de que diferentes parches de hábitats tienen diferentes arreglos o combinaciones de características y recursos. Por lo tanto, proveen condiciones diferenciales en las que pueden coexistir las especies (Angermeier & Schlosser 1989). Se ha encontrado que las diferencias entre la profundidad, la corriente y el tipo de sustrato de cada poza tienen una gran influencia en la estructura y funcionamiento de las comunidades de diferentes organismos que en ellas habitan (Huryñ & Wallace 1987). Por lo tanto, es de esperar que estas características afecten también, de alguna forma a los ensambles de peces que usan las pozas para vivir.

Hablar de las características físicas y ambientales como determinantes de la estructura de los ensambles de organismos puede resultar engañoso ya que no sólo las características ambientales de un punto concreto de muestreo (en este caso cada poza) afectan las especies que allí se pueden encontrar, sino también, el total de especies disponibles en la zona a nivel macro y la historia evolutiva de esas especies (Halffter & Moreno 2005).

No obstante, todos los organismos de un ecosistema necesitan energía, por lo que deben explotar algún recurso o conseguir alimento. Se ha visto que el aporte de materia vegetal al suelo en los bosques tropicales, es en gran parte responsable de la dinámica

trófica y de la ciclación de nutrientes (Wood *et al.* 2005). Este fenómeno sucede también en los ecosistemas de ríos y quebradas. Spencer *et al.* (2003) encontraron que tras la disminución del aporte de materia vegetal al río (efecto a mediano y largo plazo de incendios forestales) ocurrió una disminución de recursos para el ecosistema por lo que los peces y macroinvertebrados tuvieron que cambiar la dieta y comer algas y otros productores primarios propios del ecosistema acuático.

En este trabajo se realizó un muestreo de 10 pozas en la quebrada Agua Buena en las que se midieron variables físico ambientales tales como: tipo de sustrato, tamaño de poza y corriente superficial. Pero también se trató de cuantificar la entrada de comida y nutrientes (materia vegetal; hojarasca y flores) y relacionarla con la estructura de la comunidad de peces. Esto porque pensamos que la disponibilidad de alimento que brindan las plantas al río es uno de los factores más importantes para los animales que viven en la quebrada.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio- Este trabajo se realizó del 25 al 29 de enero de 2012 en la localidad de Agua Buena de Rincón de Osa, sitio de ubicación del Centro de Investigación y Empoderamiento Comunal Álvaro Wille Trejos, lugar donde nos alojamos. Rincón de Osa presenta un tipo de bosque tropical lluvioso (Barrantes *et al.* 999). Su clima es similar al presente en el delta de los ríos Térraba y Sierpe (Isla Violín); con una estación seca moderada (35 -70 días con déficit de agua); temperatura media anual 23-27 °C; precipitación media anual 3420-6840 mm; estación seca: de enero a marzo (Kappelle *et al.* 2002)

Escogencia de las pozas- (Fig.1) Se realizó la ubicación y marcaje de las pozas en la quebrada Agua Buena bajo el criterio de que fuera una poza discreta, es decir que se pudiera determinar fácilmente donde empieza y dónde termina. El marcaje se realizó con la ayuda de un GPS, con el cual se tomaron puntos de ubicación de cada poza y de los árboles que estaban dejando caer flores en gran cantidad a la quebrada. También se realizó un track del tramo total de la quebrada que contenía todas las pozas.

Toma de datos físicos y ambientales- utilizando cinta métrica se tomaron las siguientes medidas en cada poza: el largo total, el ancho en tres puntos (los extremos y el centro), la profundidad en tres puntos (extremos y el centro) y la velocidad de la corriente superficial (extremos y el centro) mediante el método de cronometrar el tiempo que tarda un objeto flotante en desplazarse una determinada distancia. Para estimar la entrada de hojarasca a cada poza se fabricaron trampas tipo cesto de 1.00 m x 0.40 m x 0.20 m con cedazo plástico, las cuales se colocaron en la boca de cada poza, de 12 md a 4 pm en una ocasión. La hojarasca atrapada por cada trampa fue puesta a escurrir durante 5 hr en la mañana y luego se determinó su peso con una balanza de mano (pesola®). Para estimar el volumen de cada poza primero se calculó el área superficial utilizando la medida del largo y el promedio de los anchos. El volumen se calculó utilizando el promedio de los hondos por el área anteriormente calculada, esto siguiendo la metodología de (Angermeier & Schlosser 1989). Una única persona caracterizó cualitativamente cada poza por: tipo de fondo (arena, piedra, barro, hojarasca), tipo de contorno de la poza (con o sin vegetación, con o sin raíces y con o sin cobertura de dosel).

Muestreo de especies- Con la ayuda de mascarilla se hizo un reconocimiento inicial para identificar las especies y hacer una plantilla de recolección de datos. Luego se procedió con la estimación visual de la abundancia por especie en cada poza. Todo el muestreo se realizó por una sola persona empezando a observar en la parte baja de la poza y desplazándose a una velocidad uniforme hasta llegar a la cabeza de la poza, los datos se colectaron en el momento de la inspección visual en una tabla para apuntar bajo del agua. Para la identificación de las especies se utilizó la información suministrada por Bussing (2002).

Análisis estadísticos- Para tener una visión global acerca de la variabilidad ambiental en las pozas, se realizó inicialmente un análisis de componentes principales (ACP), en el que se observa la separación de las pozas tomando en cuenta solamente las características ambientales. Para determinar asociaciones entre la estructura de los ensambles con las diferentes pozas y variables se realizó un análisis de correspondencias canónicas (ACC) utilizando todas las variables físicas-ambientales y las abundancias de las especies. La interpretación de dichos análisis se hizo siguiendo a (Palmer 1993). Para ver por separado el efecto de las variables físico-ambientales más influyentes en el ACC se realizó un ACP con las abundancias de las especies para luego llevar a cabo ANOVAs de una vía con el primer componente y cada variable por separado. Se utilizaron las siguientes variables: sustrato barro, sustrato hojarasca, sustrato piedra, distancia al árbol más cercano, vegetación y peso de la hojarasca. Solo se reportaron las que resultaron significativas. Los ACC y el ACP se realizaron con el software PAST y las ANOVAs con JMP7. Para el manejo de los datos tomados con GPS, la creación del mapa y la medida de distancias se utilizó DIVA- Gis, de licencia gratuita.

Resultados

En total se trabajó en un tramo de 1.5 km de la quebrada, en el cual se muestrearon 10 pozas, además se marcaron tres árboles de *Luehea seemannii* y dos de *Croton draco* que estaban en floración y dejando caer flores a la quebrada (Fig. 1). Según la metodología utilizada, se estimó un total de 1359 individuos agrupados en nueve familias y once especies. La especie que presentó una abundancia general mayor fue *Astyanax aeneus* con 437 individuos, seguida por *Sicydium salvini* con 395 individuos. La especie menos abundante fue *Gobiesox potamius* con 2 individuos. La poza que presentó la mayor diversidad fue la poza dos, que presentó las 11 especies. La poza 1 fue la que tuvo mayor número de individuos con 267. La poza con menor diversidad fue la poza nueve con 5 especies y la poza con menor cantidad de individuos fue la poza 8 con 67 (Cuadro 1).

Al realizar el ACP este indica que la variación entre las variables ambientales puede ser explicada por los dos primeros componentes principales en un 55.9%. El primer eje separa las primeras 5 pozas debido a las siguientes variables: raíces, peso de la hojarasca, vegetación, sustrato piedra y corriente promedio, siendo la más influyente sustrato piedra. Mientras que las últimas 5 pozas se separan por: sustrato barro, sustrato hojarasca, distancia al árbol más cercano y volumen estimado, siendo la más importante sustrato barro. El segundo eje separa las pozas nueve, cuatro y dos debido a las siguientes variables: raíces, peso de la hojarasca, sustrato hojarasca y distancia a árbol más cercano. Mientras que las pozas 10 y tres se separan debido a las variables: volumen estimado y corriente promedio (Fig. 2).

El análisis de correspondencias canónicas (ACC), indica que la varianza acumulada de la relación entre las variables ambientales y biológicas puede ser explicada por los dos primeros ejes en un 76.9%. No obstante, la prueba de permutaciones de Monte Carlo muestra que el coeficiente de correlación lineal de las variables (especies-ambiente) con cada eje canónico fue baja; (0.4151 y 0.5087) para los ejes uno y dos respectivamente (Fig. 3). En dicho gráfico podemos ver que las especies tales como *Hemieleotris latifasciatus*, *Piabusina boruca* y *Gobiesox potamius* se encuentran asociados a la poza dos con mucha vegetación en la periferia y con bastante hojarasca, influenciada también por corriente promedio y sustrato piedra. Estas especies son las menos influenciadas por la distancia al árbol más cercano que a pesar de tener poca influencia en el agrupamiento de especies si parece tener influencia en el agrupamiento de *Astyanax aeneus* y *Sicydium salvini* y también un poco en *Brachyrhaphys rhabdophora* y *Gobiomorus maculatus*. La distancia al árbol más cercano, separa las pozas cuatro a 10 de las pozas uno a tres. Podemos ver también que *Agonostomus montiola*, *G. maculatus*, *Archocentrus sajica*, *A. aeneus* y *S. salvini* se encuentran asociadas a sustrato hojarasca y sustrato barro características que comparten las pozas siete a 10, lo anterior teniendo en cuenta que la correlación es baja.

Se realizó un ACP con la abundancia de las especies por poza del cual se extrajo el primer componente, éste explica un 42.4% de la variabilidad entre la abundancia de las especies. Luego de esto, se hizo el ANOVA con la variable sustrato piedra y el primer componente del ACP, y se encuentra que esta variable tiene un efecto significativo en la abundancia de especies ($F= 5.68$; $gl= 1/8$; $p= 0.044$) (Fig. 4). Igualmente se procedió con sustrato barro que también tiene efecto sobre la abundancia de especies ($F= 5.68$; $gl= 1/8$; $p= 0.044$) (Fig. 5). Estas fueron las únicas variables con efecto significativo en este análisis.

Discusión

Según Angermeier & Schlosser (1989) en ríos que no sufren congelación ni se secan totalmente (Panamá) las características del hábitat son mejores predictores de la abundancia y riqueza de especies de peces que en ríos que se congelan o secan (Minnesota e Illinois) de manera estacional. Ellos proponen que en los casos donde se interrumpe la disponibilidad del ecosistema estacionalmente la estructura de los ensambles de peces puede estar dominada por los procesos de extinción-recolonización. Este es el caso de la quebrada Agua Buena donde todos los años en época seca decrece su caudal totalmente (según información de los pobladores) y según pudimos constatar ya que al momento del muestreo ya estaba seca una parte de la quebrada. Además, en zonas templadas se ha visto que aunque teóricamente no existen barreras para que los peces pasen de una poza a otra puede haber una presión de depredación para los que lo hacen por lo que aparentemente estos gastan gran parte de su vida en un solo parche o lugar (Power *et al* 1985). Esto pudo hacer, por lo tanto, que la influencia de las variables medidas en la quebrada Agua Buena fuera menor de lo esperado.

No obstante, las agrupaciones observadas pueden tener un claro significado biológico, por ejemplo, el caso de la poza dos asociada a vegetación riparia y con un alto grado de hojarasca en la cual el ACC nos sitúa a *H. latifasciatus* que es más abundante entre malezas o vegetación donde se alimenta de insectos acuáticos, *P. boruca* que es un pez activo que también se alimenta de insectos y *G. potamius* que es más abundante en corrientes, característica que también está asociada a la poza dos, este pez puede comer

insectos acuáticos pero se ha encontrado que su dieta puede ser mayormente escamas de otros peces (Bussing 2002). Otro pez asociado a la poza dos es *Rhamdia nicaraguensis* que se alimenta de insectos acuáticos principalmente (Bussing 2002), pero a modo de observación personal puede usar la vegetación riparia y la hojarasca para ocultarse durante el día ya que prefiere la oscuridad. En el caso de *B. rhapsophora* que se asocia con la poza tres y *P. gillii* también pero en menor grado, podemos decir que ambas especies prefieren aguas someras como era el caso de la poza tres y se encuentran en amplio rango de corrientes (Bussing 2002). Esta característica no se tomó en cuenta en el análisis (hondo) pero se usó para calcular el volumen de las pozas. *B. rhapsophora* es principalmente insectívoro y *P. gillii* come algas y detritos en el fondo (Bussing 2002) y el sustrato piedra puede proveer estos recursos.

A. monticola se muestra asociado a sustrato hojarasca y un poco a sustrato barro características que presenta en mayor grado la poza 10 y un poco las pozas 9 y 8 que se muestran asociadas también a *A. aeneus*, *S. salvini* y *G. maculatus*. Esta asociación no es muy clara desde el punto de vista de los factores físico-ambientales pero estas especies se distribuyen en un amplio rango de corrientes, temperaturas, profundidades y sustratos (Bussing 2002) lo que hace que el solo hecho de estar presentes en la zona los hace encontrarse en las distintas pozas. Las variables más significativas fueron sustrato piedra y sustrato barro lo que resalta la importancia del tipo de sustrato en este tipo de estudios.

En cuanto a la influencia de la entrada de nutrientes a las pozas según el CCA, vemos que la distancia al árbol más cercano no tuvo relevancia en la estructura de las agrupaciones de peces. Esto se entiende fácilmente si pensamos que la variable no es homogénea ya que los distintos árboles tenían diferencias en tamaño y volumen de flores y además el punto exacto donde caían las flores podía ser la parte más caudalosa del río por lo que las flores eran incorporadas realmente por el agua de la quebrada o por el contrario caer en un brazo secundario de la quebrada y no llegar a las pozas de manera efectiva. Por el contrario la variable Peso de hojarasca si tiene bastante influencia en estas agrupaciones a pesar de no tener estricta significancia estadística, esto indica que esta variable es una buena candidata para estudios similares.

Bibliografía

- Angermeier P. L. & I. J. Schlosser. 1989. Species-area relationship for stream fishes. *Ecology* 70: 1450-1462.
- Barrantes G., Q. Jiménez, J. Lobo, T. Maldonado, M. Quesada & R. Quesada. 1999. Evaluación de los planes de manejo forestal autorizados en el período 1997-1999 en la península de Osa. Cumplimiento de normas técnicas, ambientales e impacto sobre el bosque natural, 1-96 pp. *In* Informe para Fundación Neotropica, Costa Rica.
- Bussing W. A. 2002. Peces de Aguas Continentales de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- Halffter G. & C. E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. *Monografías Tercer Milenio* 4:5-18.
- Huryn A. D. & J. B. Wallace. 1987. Local geomorphology as a determinant of macrofaunal production in a mountain stream. *Ecology* 68:1932-1942.

- Kappelle M., M. Castro, H. Acevedo, L. González & H. Monge. 2002. Ecosistemas del Área de Conservación Osa (ACOSA). Serie Técnica Ecosistemas de Costa Rica. Editorial INBio. Heredia, Costa Rica.
- Palmer M. W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence. *Ecology* 74: 2215-2230.
- Power, M. E., W. J. Matthews, & A. J. Stewart. 1985. Grazing minnows, piscivorous bass, and stream algae: dynamics of a strong interaction. *Ecology* 66:1448-1456
- Revenga C., I. Campbell, R. Abell, P. de Villiers & M. Bryer. 2005. Prospects for monitoring freshwater ecosystems towards the 2010 targets. *Philosophical Transactions of Royal Society* 360: 397-413.
- Spencer C. N., K. O Gabel F. & R. Hauer. 2003. Wildfire effects on stream food webs and nutrient dynamics in Glacier National Park, USA. *Forest Ecology and Management* 178: 141–153.
- Wood T. E., D. Lawrence & D. A. Clark. 2005. Variation in leaf litter nutrients of a Costa Rican rain forest is related to precipitation. *Biogeochemistry* 73: 417-437.

Cuadros y figuras

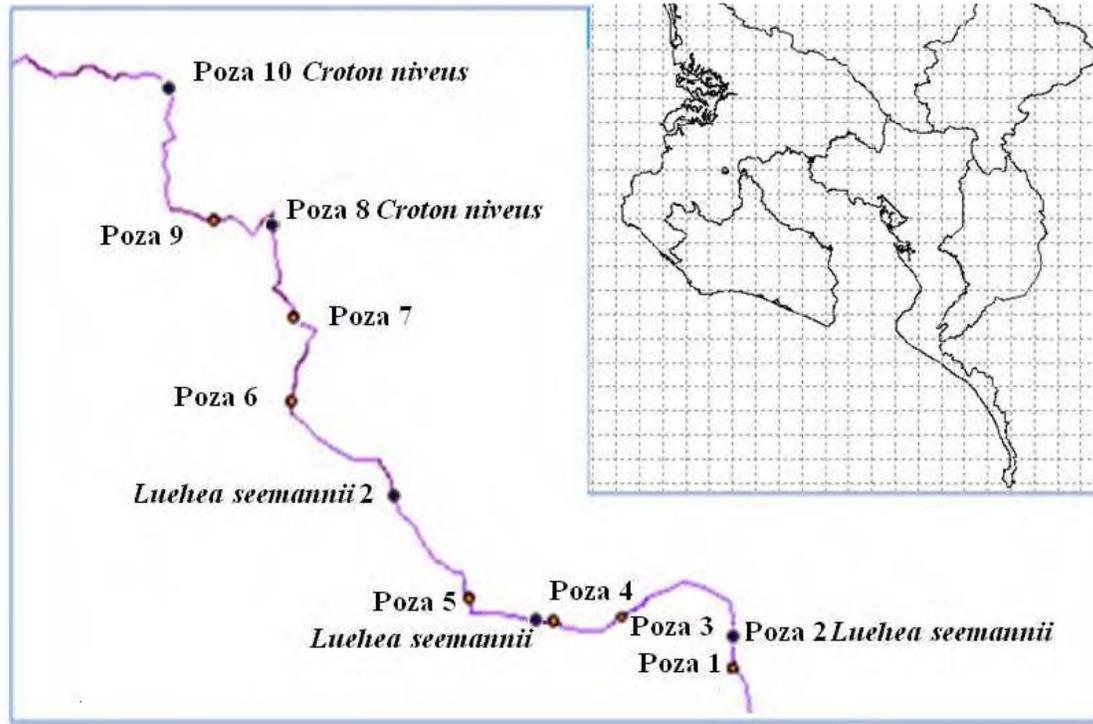


Fig. 1: Mapa del tramo de la quebrada Agua Buena en el que se muestrearon y marcaron 10 pozas y además se marcaron los árboles que estaban en floración junto al río. En el recuadro aparece la ubicación del punto en la Península de Osa, esto es a unos 500 m del centro Álvaro Wille Trejos. Nota: las pozas dos, ocho y 10 corresponden con puntos de árboles en flor, por lo que la distancia al árbol más cercano es un metro.

Cuadro 1. Especie, familia, nombre común, abundancia e índices de diversidad de los peces encontrados en el sitio de estudio en la quebrada de Agua Buena de Rincón de Osa.

Familia	Especie	Nombre común	Pozas										Total
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Characidae	<i>Astyanax aeneus</i>	Sardina	56	30	35	35	27	28	56	30	35	105	437
Cichlidae	<i>Archocentrus sajica</i>	Mojarra	35	13	6	-	10	2	9	6	14	20	115
Eleotridae	<i>Hemieleotris latifasciatus</i>	Guavinita	2	7	-	-	-	-	-	-	-	-	9
	<i>Gobiomorus maculatus</i>	Guavina	-	2	1	3	-	1	5	3	4	11	30
Erythrinidae	<i>Piabusina boruca</i>	Candela	7	8	-	-	-	-	-	-	-	-	15
Gobiesocidae	<i>Gobiesox potamius</i>	Chupa piedra	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Gobiidae	<i>Sicydium salvini</i>	Chupa piedra	60	45	10	30	25	70	50	15	40	50	395
Mugilidae	<i>Agonostomus monticola</i>	Tepemechín	-	2	-	-	-	-	8	5	1	12	28
Pimelodidae	<i>Rhamdia nicaraguensis</i>	Barbudo	1	10	4	-	-	-	-	-	-	10	25
Poeciilidae	<i>Brachyrhaphys rhapsophora</i>	Olomina	55	20	25	35	35	27	-	4	-	-	201
	<i>Poecilia gillii</i>	Gupie	50	20	20	5	-	3	-	4	-	-	102
Índice de Dominancia	-	-	0.19	0.16	0.24	0.29	0.28	0.37	0.35	0.27	0.34	0.33	-
Índice de Equitabilid J	-	-	0.79	0.84	0.82	0.83	0.94	0.66	0.76	0.81	0.74	0.76	-
Índice de Shannon H	-	-	1.74	2.01	1.60	1.33	1.31	1.18	1.22	1.58	1.20	1.37	-
Total de especies	-	-	9	11	7	5	4	6	5	7	5	6	-
Total de individuos	-	-	267	158	101	108	97	131	128	67	94	208	1359

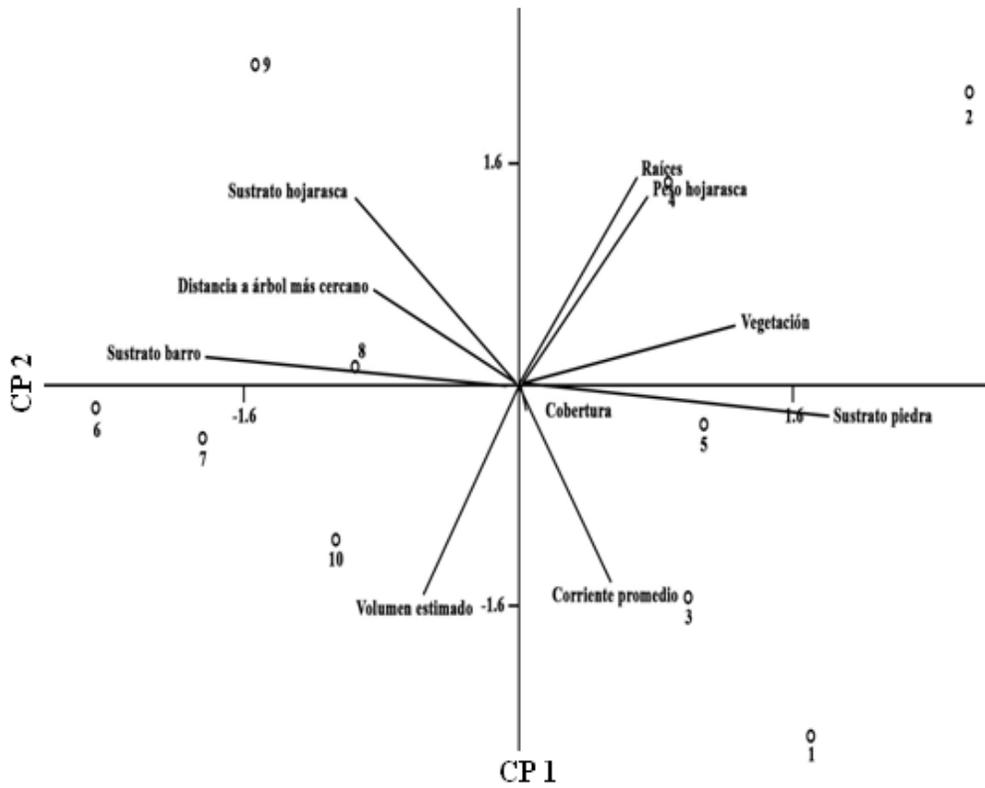


Fig. 2: Ordenamiento de las pozas según el ACP de acuerdo a variables ambientales. El eje del Componente Principal 1 explica un 30.8% de la variabilidad y el eje del Componente principal 2 explica un 25.1% de la variabilidad. Los círculos abiertos con números indican las pozas.

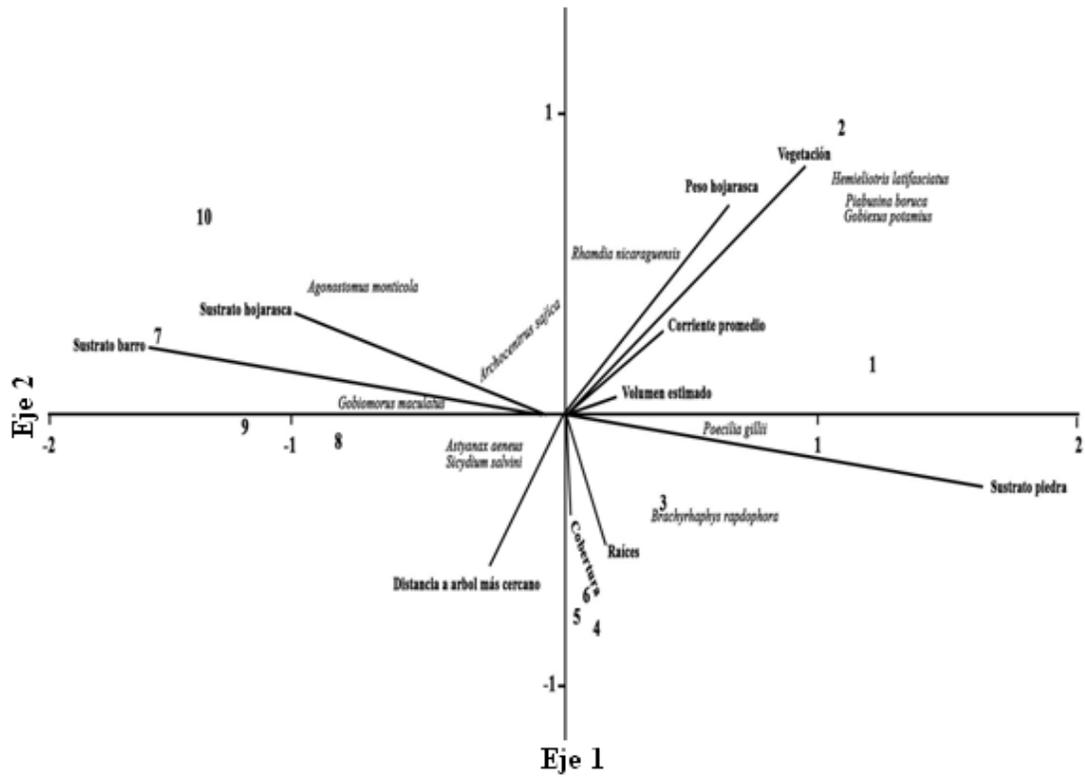


Fig. 3: Resultado del ACC en el ordenamiento de las pozas muestreadas de la quebrada Agua Buena, según la composición en la comunidad de peces relacionado con las variables ambientales. El eje 1 explica un 47.9% de la variabilidad y el eje 2 un 29.0% de la variabilidad.

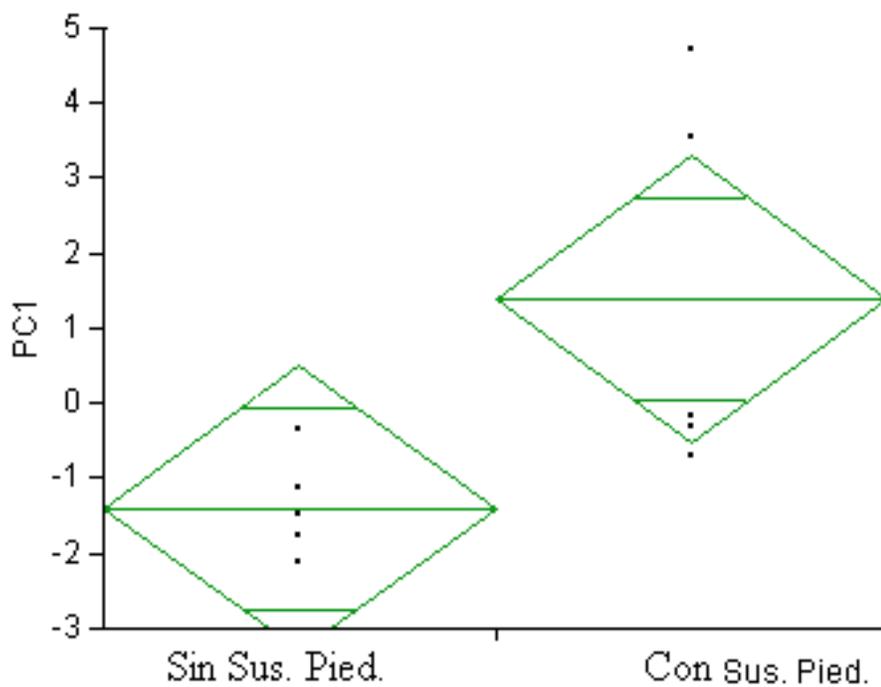


Fig. 4: ANOVA realizado con la variable sustrato piedra y el primer componente de PCA de las abundancias de peces por especie en las 10 pozas.

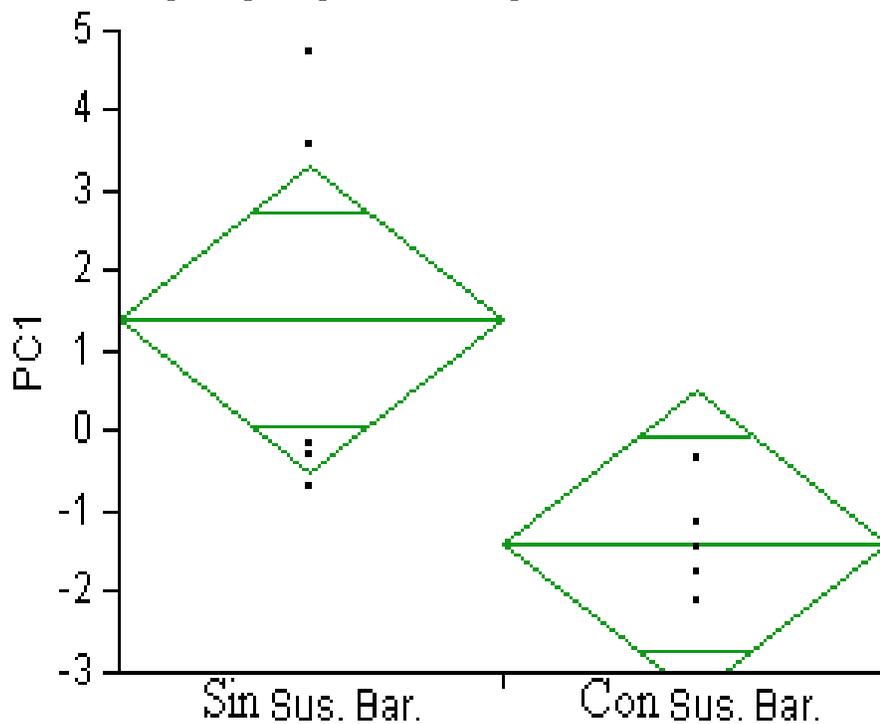


Fig. 5: ANOVA realizado con la variable sustrato barro y el primer componente de PCA de las abundancias de peces por especie en las 10 pozas.

Caracterización, selección y distribución espacial del sitio reproductivo del pez *Cryptoheros sajica* (Perciformes: Cichlidae) en Rincón de Osa, Costa Rica.

Aldo Farah

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; farahaldo@gmail.com

Resumen: En peces, el aumento en la supervivencia de los embriones y la cercanía de hábitats adecuados para los alevines son las principales explicaciones dadas a la selección del sitio reproductivo. La familia Cichlidae presenta diversos comportamientos que permiten evaluar varias hipótesis simultáneamente. Se trabajó observando *Cryptoheros sajica* en la quebrada Aguabuena; examinando 50 sitios, en los que se encontraron 28 nidos. Se encontró una preferencia por utilizar insumos provenientes de la vegetación ribereña, como troncos o vegetación sumergida y una preferencia de arena como sustrato en la elaboración del nido. La mayor abundancia de individuos sexualmente maduros se encuentra en sitios diferentes a los nidos, mostrando una selección de características especiales para llevar a cabo la puesta. El factor más influyente en la selección del sitio es el porcentaje de hojarasca que cubre el sustrato del sitio, consecuentemente más nidos se encuentran cerca de esta. La distribución espacial de los nidos es uniforme cercana a azarosa como resultado de la competencia por la hojarasca como fuente de alimento para los alevines. La supervivencia de los alevines puede tener más peso que la supervivencia de los embriones o de la madre en la selección del sitio reproductivo.

Palabras Claves: Cuido parental, parches de hojarasca, reproducción, río tropical, vegetación ribereña.

La selección del sitio reproductivo en especies ovíparas, según Refsnider y Janzen (2010), es una decisión crítica para los padres ya que tiene consecuencias tanto para los embriones como para ellos mismos. Esa selección se lleva a cabo tomando en cuenta diversos factores, donde cada especie puede darle mayor relevancia a unos u otros. En peces, las hipótesis que cuentan con un mayor número de ejemplos son la supervivencia de los embriones y la cercanía a hábitats adecuados para los alevines (Refsnider & Janzen 2010). Otras hipótesis cuentan con un menor número de ejemplos tal como la supervivencia de la madre o la selección indirecta del sitio mediante la selección del macho por parte de la hembra.

En la familia Cichlidae se ha estudiado ampliamente el comportamiento reproductivo (Fiszbein *et al.* 2010, Schütz *et al.* 2010, Shubha & Reddy 2011, Rodrigues *et al.* 2012), la selección sexual (McElroy & Kornfield 1990, Stelkens *et al.* 2008, Haesler *et al.* 2011, Immler & Taborsky 2011) o el cuidado parental (Gonzalez-Voyer *et al.* 2008, Reardon & Chapman 2010, Thünken *et al.* 2010, Lehtonen *et al.* 2011), aunque poco se conoce de los factores que influyen en la selección del sitio reproductivo (Keenleyside & Prince 1976, Lavery 1991). En esa familia se dan diversos comportamientos necesarios, como el cuidado parental de la puesta y de los alevines, el suministro de alimentos a estos últimos (Wisenden *et al.* 1995, Buckley *et al.* 2010, Fishbase 2012) y una alta territorialidad (Barlow 2002), que permiten evaluar simultáneamente varias de las hipótesis sobre selección de sitios para anidamiento recopiladas por Refsnider y Janzen (2010).

En los cíclidos americanos la forma más común de reproducción es la puesta sobre el sustrato (Goodwin *et al.* 1998). Tal es el caso de *Cryptoheros sajica* (Schmitter-Soto 2007), especie endémica a la zona del pacífico costarricense (Bussing 1998, Schmitter-Soto

2007). Esta especie presenta dimorfismo sexual (Bussing 1998) y realiza todos los comportamientos mencionados anteriormente (Bussing 1998, Fishbase 2012), facilitando el estudio de la etapa reproductiva en el campo.

La mayoría de información para esta especie ha sido generada en cautiverio (Baensch & Riehl 1985), por lo que existe un vacío de información generada en el campo. En el presente trabajo se caracteriza el sitio reproductivo de *C. sajica* en un río tropical y se determina cuáles son los factores más influyentes para la selección del mismo. Además, se quiere determinar la distribución espacial de los sitios reproductivos en los microambientes de un río.

Materiales y métodos

Sitio de Estudio.— El muestro se llevó a cabo entre el 24 y el 31 de enero 2012 en la Quebrada Aguabuena en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica (8°41'44'' N, -83°30'43'' O) en el segmento ubicado entre los 25 y 90 m.s.n.m. En la zona la temperatura promedio anual es de 27 °C y la estación seca va de diciembre a marzo o a inicio de abril. Durante este periodo la precipitación promedio mensual es 194.6 mm, mientras que de mayo a noviembre es 566.8 mm (IMN 2012). Durante la estación seca, las quebradas pequeñas pueden secarse temporal o parcialmente.

Esta quebrada está ubicada en el arco interno de la Península de Osa, y forma parte de la cuenca del río Rincón que desemboca en Golfo Dulce. La cuenca del río Rincón fue caracterizada por Umaña (1998) con un área total de 231.6 km² y una longitud de cauce que alcanza los 104.3 km, encontrándose el punto más alto a 745 m.s.n.m. El porcentaje de cobertura boscosa varía entre 90-70% en las zonas intermedias disminuyendo en dirección aguas abajo por un incremento en el pastoreo y la agricultura. Por otra parte, el sustrato dominante varía entre rocas y piedras en las zonas intermedias a arcillas y arenas en la desembocadura. La temperatura promedio del agua cerca de la desembocadura es de 29 ± 2 °C. En cuanto a la calidad del agua, el río Rincón presenta bajos niveles de NO₃⁻ y PO₄²⁻ y valores cercanos a 7 mgL⁻¹ de oxígeno disuelto evidenciando una baja contaminación orgánica, aunque si muestra una gran variabilidad en los materiales en suspensión posiblemente por la actividad minera o la deforestación en la zona.

Descripción de los individuos. — En la especie *C. sajica* los juveniles de ambos sexos presentan una coloración café. Por otra parte, los machos poseen un cuerpo de mayor tamaño así como aletas más alargadas que las hembras. Durante la época reproductiva, los machos maduros cambian el color de las aletas a azul y rojo mientras las hembras lo hacen a amarillo (Bussing 1998).

Recolecta de datos.— Se recorrió la quebrada en busca de individuos utilizando una mascarilla y un tubo de respiración. En los sitios se registró la presencia de vegetación ribereña y se clasificó según el tamaño en árboles, si la altura aproximada era mayor a 3 m; arbustos, si la altura era menor a 3 m; y pastos si la vegetación eran hierbas de pequeño tamaño. También se registró la incidencia de luz sobre el sitio en alta, media y baja. Además se registró las dimensiones del microambiente, largo (l), ancho (a), la mayor profundidad (z); la temperatura (°C); y el porcentaje de cobertura según el tipo de sustrato clasificado en arena, hojarasca, gujarros y gravas, estas últimas dos categorías de acuerdo al “EN ISO 14688”. Por último se registró el flujo del agua (m/s) por el método de la

naranja, en el cual se deja un limón o una naranja a la deriva en un tramo con una distancia conocida y se toma el tiempo que dura en atravesarlo.

Los individuos presentes se clasificaron según su condición reproductiva en parejas en cuidado, machos reproductivos, hembras reproductivas y juveniles. En caso de encontrarse un nido se estimó el área del paquete de hojarasca más cercano y en caso de no haber nido se estimó el área del paquete más grande del sitio mediante las medidas del largo y el ancho máximo (m).

Cuando se encontraron parejas reproductivas éstas fueron seguidas hasta su nido y a este se le midió el largo (cm) y el ancho de la entrada (cm), la profundidad de la cavidad (cm). Además se caracterizó el tipo de sustrato interno, el techo y se midió la distancia al parche de hojarasca más cercano. Por último, se midió la distancia al refugio más cercano de otra pareja presente en el mismo microhábitat.

Análisis de datos— Mediante pruebas de chi cuadrado (χ^2) se evaluó la preferencia por el tipo de sustrato donde se encontraron los nidos y los materiales utilizados como techo, esperando la cantidad utilizada de los diferentes materiales fuera igual. También se evaluó la cercanía a un parche de hojarasca, categorizando la distancia en rangos de 10 cm. Además, utilizando el programa JMP 7.0 (SAS Institute), se comparó las dimensiones de los nidos según el sitio donde se encontraban mediante un ANDEVA. Se evaluó la homogeneidad de varianzas con una prueba O'Brien y en caso de ser diferentes se realizó un ANDEVA-Welch.

Se utilizó un análisis de componentes principales (ACP) para ver si existía una agrupación de los sitios en el río según las 14 variantes ambientales registradas. Posteriormente se realizó un análisis de correspondencias canónicas (ACC) para ver en qué condiciones se encuentran la mayoría de parejas en cuidado, machos y hembras reproductivos e individuos no reproductivos y una prueba de permutación a cada eje con 250 000 repeticiones. Los análisis se hicieron en el programa PAST (Hammer *et al.* 2001). Por último, se utilizó el método del vecino más cercano de Clark y Evans modificado por Donnelly (R) y el índice de dispersión (I) para analizar la distribución espacial de los nidos en las pozas (Krebs 1998).

Resultados

En total se exploraron 50 sitios en el cauce del río donde se encontró 31 parejas en cuidado parental, 94 machos y 88 hembras reproductivas y 193 individuos no reproductivos para un total de 437 individuos. Los individuos que se encontraban en cuidado parental presentaron una coloración completamente oscura al estar cerca de los alevines. En seis sitios no se registró ningún individuo, mientras que de las 31 parejas observadas en 16 sitios no se encontraron los nidos de tres parejas.

Caracterización del refugio: De los 28 nidos estudiados, se encontró una diferencia en el tipo de sustrato dentro del nido ($\chi^2=34.43$, $gl=4$, $p<0.001$), ya que 19 tenían un sustrato de arena, cuatro de hojarasca, tres de roca, uno de raíces sumergidas y otro de algas. También se encontró una diferencia en el tipo de techo utilizado en el refugio ($\chi^2=15.07$, $gl=2$, $p=0.005$), ya que en 18 nidos el techo del refugio fue de algún material orgánico, como vegetación sumergida, hojarasca o ramas, en cinco casos eran rocas y en cuatro casos no hubo techo. Por otra parte, se encontró una diferencia en la cantidad de

nidos con respecto a la distancia del parche de hojarasca ($\chi^2=29.14$, $gl=9$, $p<0.001$), encontrándose la mayoría a menos de 10 cm y un segundo grupo entre 30-40 cm (Fig. 1).

Las dimensiones internas se analizaron clasificando los nidos según si estaban adentro o afuera del parche de hojas. No se encontraron diferencias para ninguna de las tres dimensiones (Cuadro 1). El nido promedio tiene una entrada de 19.30 ± 16.31 cm de largo y 9.37 ± 6.57 cm de ancho y 10.56 ± 7.39 cm de profundidad de la cavidad.

Selección del sitio: El análisis de los sitios según los primeros dos componentes del ACP explica un 42.95% de la variabilidad acumulada mostrando un único grupo que incluye todos los sitios menos el sitio 33, que se encuentra apartado de la nube. En el primer componente, los tipos de sustrato y el porcentaje de cobertura son los factores que tienen más peso, seguidos del área de la poza y la presencia de árboles. El segundo componente está más relacionado con el tamaño de la vegetación cercana, seguido de la temperatura del agua (Fig. 2).

En el ACC, el primer eje explica un 79.03% de la variabilidad ($p=0.05$), mientras que el segundo eje explica un 14.27% ($p=0.39$) logrando explicar entre los dos ejes un 93.30% de la varianza en la abundancia de *C. sajica*. Según este análisis, la presencia de parejas en cuidado parental se encuentra asociada positivamente con la hojarasca, la vegetación ribereña de tamaño mediano y en menor grado con la vegetación de gran tamaño. Además se encuentra negativamente relacionada con el porcentaje de piedras, la temperatura y los pastos. Por otra parte, tanto los machos como las hembras reproductivos, se encuentran relacionados positivamente con los pastos, lugares de alta luminosidad y pozas de mayor tamaño. Por último, los juveniles, están relacionados positivamente con el flujo de la corriente y la vegetación de gran tamaño y negativamente con el tamaño de la poza y la hojarasca (Fig. 3).

Distribución espacial: Para analizar la distribución de los nidos bajo el método del vecino más cercano únicamente se utilizó el sitio 33 ya que fue el único que presentó más de los siete nidos mínimos requeridos por el método. En este sitio la distribución es uniforme pero muy cercana a aleatoria ($R= 0.96$, $\alpha=0.05$, $|Z|=0.77$). El mismo resultado se obtiene cuando se analizan todas las pozas con más de un nido utilizando el índice de dispersión ($n=6$, $I=0.70$) aunque en este caso no se cumple con el supuesto de homogeneidad de área en los sitios.

Discusión

Los individuos en cuidado tienden a presentar un color más oscuro siendo esto común en varias especies de cíclidos (Reddon & Hurd 2009, Alonso *et al.* 2011). La habilidad de los machos para cambiar rápidamente de la coloración oscura a la coloración reproductiva (obs. pers.), y la agresividad selectiva de un macho en cuidado hacia una hembra madura (Salas 2003), sugiere que en esta especie el sistema de apareamiento no es completamente monógamo y se encuentra en una etapa de cambio hacia otro sistema de apareamiento y cuidado (Sefc 2010). Esto se puede desencadenar por un aumento en la abundancia de alimento, una disminución en la depredación o por un cambio en el radio de los sexos, lo que no parece darse en esta quebrada debido al número similar de machos y hembras observados (Goodwin *et al.* 1998).

Caracterización del refugio: En los sitios reproductivos se muestra la gran importancia que tienen los aportes provenientes de la vegetación ribereña al cauce del río,

tanto por los materiales que utilizan como techo o protección, como por la distancia al parche de hojarasca más cercano. Los aportes orgánicos son una fuente de material más dinámica y renovable que las rocas, por lo que probablemente brinden una mayor oportunidad para ser utilizados como sitios propicios para la reproducción. La preferencia por la arena es algo común en cíclidos y se da como resultado de la excavación y limpieza del sitio por uno o ambos padres (Barlow 2002). Una de las razones puede ser el consumo de oxígeno que se da sobre los materiales orgánicos como producto de los procesos de degradación afectando negativamente a la puesta de huevos (Pusey & Arthington 2003).

La construcción de un refugio en medio de la hojarasca amplía la plasticidad conocida para los sitios reproductivos en esta especie, ya que anteriormente solo se ha reportado la puesta en cuevas o grietas que tengan algún grado de inclinación (Fishbase 2012), o debajo de piedras en corrientes de moderada velocidad (Bussing 1998). Los refugios en los parches de hojarasca son más susceptibles a la destrucción por factores como aumentos en el flujo de agua o el consumo de la misma por macroinvertebrados que refugios en las rocas (Pusey & Arthington 2003).

Selección del sitio: El análisis del ACP indica que los sitios del río son homogéneos en cuanto a las variables medidas ya que no existen agrupaciones de sitios, con excepción del sitio 33 que se aleja mucho de la nube de puntos debido a su gran tamaño. Por otra parte, según el ACC, los diferentes estadios se agrupan de manera clara en el río. La no significancia de los ejes se debe a que la prueba los evalúa individualmente y la separación se da por una combinación de ambos ejes. Además, el segundo eje separa los individuos que se encuentran en cuidado de los que no, por lo que el grupo de los que no se encuentran en cuidado incluye a los machos, las hembras y los juveniles haciendo que la separación de los 4 estadios no sea significativa.

Los machos y las hembras maduros se encuentran en sitios más amplios, donde la vegetación ribereña es de menor tamaño, permitiendo un aumento en la cantidad de luz que llega al cauce del río, lo que a su vez aumenta la productividad primaria por parte de las algas que sirven como fuente de alimento en este caso (Bussing 1998, Pusey & Arthington 2003).

Por otra parte, las parejas en cuidado se encuentran en sitios donde la cantidad de hojarasca es muy alta, la misma preferencia que señala la abundancia de nidos con respecto a la distancia de los parches. Los padres acompañan a los alevines mientras se desplazan sobre los parches y cuando son molestados se retiran al refugio en conjunto (obs. pers.). Los parches de hojarasca son utilizados por muchos macroinvertebrados acuáticos como refugio, o como fuente de alimento (Hanson *et al.* 2010). En el pez *Amatitlania nigrofasciata* se ha registrado la asistencia de los padres proveyendo alimento a los alevines mediante el levantamiento de hojas o escarbando con las aletas facilitando la captura de macroinvertebrados (Wisenden *et al.* 1995, Zworykin *et al.* 2000), comportamiento observado por Salas (2003) en *C. sajica*, por lo que los alevines de *C. sajica* también podrían utilizar la hojarasca como una fuente de alimento indirecta.

Hasta ahora se sabe que los alevines se alimentan de una secreción mucosa dérmica secretada por los padres (Fishbase 2012). En el género *Symphysodon* spp. los principales aportes del mucus durante el cuidado parental son las inmonoglobulinas, proteínas y algunos iones y disminuyen la concentración en el mucus conforme se da la transición en la dieta de

los alevines (Buckley *et al.* 2010). En este caso, el mucus podría ser un complemento en la dieta o el primer alimento seguido de las algas o insectos de la hojarasca. El consumo de insectos es ventajoso sobre el de las algas porque alimentos con mayor porcentaje de proteína producen un crecimiento más rápido (Pillay & Kutty 2005). Esto implicaría que el cambio en la dieta continúa hasta que el individuo se convierte en un adulto que se alimenta principalmente de diversos tipos de material vegetal como algas y semillas (Bussing 1974) aunque probablemente la muestra existente no es representativa ya que se examinaron 12 individuos. Los cambios ontogénicos en la dieta han sido descritos como una estrategia para disminuir la competencia intraespecífica (Belinda *et al.* 2005, McElroy *et al.* 2006, Svanbäck *et al.* 2007).

Por último, respecto a la escogencia del sitio reproductivo Refsnider y Janzen (2010) dicen que existe un orden de importancia en las hipótesis que priorizan las especies. La hipótesis de selección indirecta del sitio mediante la selección del macho por parte de la hembra no aplica en este caso. Porque según el ACC, los machos y las hembras reproductivos se encuentran en sitios similares facilitando la formación de parejas y después se desplazan a sitios adecuados para la reproducción pues tanto los machos como las hembras son más abundantes en sitios donde no hay parejas.

Por esto, la primera hipótesis que puede aplicar en este caso es el aumento de la supervivencia de los embriones. Dentro de esta hipótesis se encuentran los mecanismos para disminuir la depredación, como *Aequidens paraguayensis*, que deposita la puesta sobre hojarasca liviana y fácil de movilizar en caso de un aumento en la depredación (Keenleyside & Prince 1976), o más parecido a lo observado en este caso, *A. nigrofasciata*, cuya selección del refugio está influida negativamente por el número de entradas y la luminosidad en el mismo (Lavery 1991). La segunda hipótesis es la sobrevivencia de la madre ya que se encuentra más expuesta a la depredación mientras se encuentra en cuidado. Esta hipótesis puede estar muy relacionada con la anterior porque un refugio adecuado le ayuda a pasar desapercibida aumentando la probabilidad de sobrevivencia (Refsnider & Janzen 2010) por lo cual sin datos de depredación sobre las hembras separar ambas hipótesis es imposible en este caso por lo que se discuten de manera conjunta. La tercera hipótesis es el aumento en la sobrevivencia de los alevines mediante la facilitación de un sitio adecuado para su alimentación lo que se vería reflejado en la cercanía a los parches de hojarasca.

Sin embargo, el hecho de que se encontraran cuatro refugios sin techo y tres de estos a menos de 30 cm de los parches de hojarasca sugiere que la tercera hipótesis puede tener una mayor influencia en la selección del sitio bajo ciertas circunstancias, como lo puede ser una gran disponibilidad de alimento concentrado en un solo punto. Algunas razones que facilitarían esta inversión en el orden de criterios, son los tres días que dura la puesta en eclosionar (Coleman 2002) comparado con el tiempo de cuidado de los alevines que dura tres semanas en *Symphysodon* spp. (Buckley *et al.* 2010) y hasta seis semanas en *A. nigrofasciata* (Keenleyside *et al.* 1990) y el hecho de que haya cuidado biparental en todo momento (Bussing 1998) aumentando la protección contra la depredación.

Distribución espacial: Si las parejas buscan la hojarasca como sitio para reproducirse se esperaría que la distribución fuera agregada en torno a esta, pero los resultados muestran una distribución uniforme cerca de aleatoria. Un factor que propicia una distribución uniforme es la competencia por un recurso (Smith & Smith 2001). Salas

(2003) registra un aumento en la agresividad de *C. sajica* hacia sus congéneres durante el cuidado parental, idea apoyada por Reddon y Hurd (2009) que relacionan positivamente la coloración oscura con la agresividad en *A. nigrofasciata*. A su vez, una mayor agresividad está relacionada positivamente con la habilidad para monopolizar fuentes de alimento (Grant & Guha 1993) lo que ayudaría a asegurar el acceso para los alevines. Salas (2003) señala que este aumento en la agresividad es una defensa activa contra el canibalismo pero la dieta según Bussing (1998) no incluye otros peces por lo que esta razón parece poco probable. La competencia por acceso a un parche de hojarasca también explicaría porque se encontraron nueve nidos sin vecinos cercanos y la mayoría de nidos a menos de 40 cm del parche.

C. sajica representa un vínculo entre los ecosistemas terrestres y acuáticos, por la preferencia en el uso de los insumos provenientes de la vegetación ribereña para llevar a cabo la puesta y la probable obtención de alimento de los parches de hojarasca en el río. Esto la convierte en una especie vulnerable a sufrir cambios en la abundancia por cambios en la vegetación ribereña como pasa con el salmón en Noruega (Johansen *et al.* 2005). Estos cambios también pueden propiciar cambios en la composición de especies de las comunidades (Burcham 1988, Growns *et al.* 2003, Cetra & Petrere 2007), por lo que esta especie debería ser tomada en cuenta en los planes de manejo para no poner en peligro las poblaciones.

En este trabajo se demuestra la preferencia de *C. sajica* por el uso de insumos provenientes de la vegetación ribereña en los sitios de reproducción. Además se registra por primera vez la puesta en medio de los parches de hojarasca ampliando el conocimiento de los sitios reproductivos para esta especie. El nido promedio tiene una entrada de 19.30 ± 16.31 cm de largo y 9.37 ± 6.57 cm de ancho y 10.56 ± 7.39 cm en la profundidad de la cavidad. Por otra parte, se observa la preferencia por anidar cerca de los parches de hojarasca siendo este mismo el factor físico con más influencia en la escogencia del sitio. Pese a que en la mayoría de casos la supervivencia de los embriones y/o de la madre parecen ser las principales razones para la escogencia del sitio reproductivo, en algunos casos la supervivencia de los alevines puede ser más influyente en la toma de esa decisión. Por último, la distribución de los nidos en los microhábitats del río es uniforme cercana a aleatoria probablemente como consecuencia de la competencia por alimento para los alevines.

Agradecimientos

Se agradece a la Fundación Neotropica por las facilidades brindadas en el sitio de estudio, a Federico Bolaños, Eduardo Chacón y Jorge Lobo por su ayuda en el diseño y análisis de datos así como a todos los compañeros del curso por hacer posible el proyecto.

Bibliografía

- Alonso, F., M. Cánepa, R. Guimarães-Moreira & M. Pandolfi. 2011. Social and reproductive physiology and behavior of the Neotropical cichlid fish *Cichlasoma dimerus* under laboratory conditions. *Neotropical Ichthyology* 9: 559-570.
- Baensch, H. A. & R. Riehl. 1985. *Aquarien atlas*. Band 2. Mergus, Verlag für Natur- und Heimtierkunde GmbH, Melle, Germany. 1216 p.

- Barlow, G. W. 2002. *The Cichlid Fishes: Nature's Grand Experiment in Evolution*. Basic Books, Estados Unidos.
- Buckley, J., R. J. Maunder, A. Foey, J. Pearce, A.L. Val & K. A. Sloman. 2010. Biparental mucus feeding: a unique example of parental care in an Amazonian cichlid. *Journal of Experimental Biology* 213: 3787-3795.
- Burchman, J. 1988. Fish communities and environmental characteristics of two lowland streams in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 36: 273-285.
- Bussing, W. 1974. Dos nuevas especies de peces cíclidos, *Cichlasoma sajica* y *C. diquis* del sureste de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 22: 29-49.
- Bussing, W. 1998. *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Cetra, M. & JR. M. Petrere. 2007. Associations between fish assemblage and riparian vegetation in the Corumbataí River Basin (SP). *Brazilian Journal of Biology* 67: 191-195.
- Coleman, R. 2002. Cichlid egg size data. Cichlid Research homepage. Disponible en: <http://www.cichlidresearch.com/>. Accedido el: 10 Febrero 2012.
- FishBase. 2012. Froese, R. & D. Pauly (eds). World Wide Web electronic publication. Disponible en: <http://www.fishbase.org/>. Accedido el: 8 Febrero 2012.
- Fiszbein, A., M. Cánepa, G. R. Vázquez, C. Maggese & M. Pandolfi. 2010. Photoperiodic modulation of reproductive physiology and behaviour in the cichlid fish *Cichlasoma dimerus*. *Physiology & Behavior* 99: 425-432.
- Geotechnical investigation and testing -- Identification and classification of soil -- Part 1: Identification and description. ISO 14688-1:2002. Geneva, Switzerland : ISO.
- Gonzalez-Voyer A., J. L. Fitzpatrick & N. Kolm. 2008. Sexual selection determines parental care patterns in cichlid. *Evolution* 62: 2015-2028.
- Goodwin, N. B., S. Balshine-Earn & J. D. Reynolds. 1998. Evolutionary transitions in parental care in cichlid fish. *Proceedings of the Royal Society B* 265: 2265-2272.
- Grant, J. W. A. & R. T. Guha. 1993. Spatial clumping of food increases its monopolization and defense by convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Behavioral Ecology* 4: 293-296.
- Growns, I., P. C. Gehrke, K. L. Astles & D. A. Pollard. 2003. A comparison of fish assemblages associated with different of riparian vegetation types in the Hawkesbury-Nepean River system. *Fisheries Management and Ecology* 10: 209-220.
- Haesler, M. P., C. M. Lindeyer, O. Otti, D. Bonfils, D. Heg & M. Taborsky. 2011. Female mouthbrooders in control of pre- and postmating sexual selection. *Behavioral Ecology* 22: 1033-1041.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper & P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9.

- Hanson, P., M. Springer & A. Ramírez. 2010. Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical* 58 (Supl. 4): 3-37.
- Instituto Meteorológico Nacional. 2012. Estación Meteorológica 24, Río Claro. Disponible en:
http://www.imn.ac.cr/IMN/MainAdmin.aspx?__EVENTTARGET=ClimaCiudad&CIUDAD=13. Accedido el: 10 Mayo 2012.
- Immler, S. & M. Taborsky. 2010. Sequential polyandry affords post-mating sexual selection in the mouths of cichlid females. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 1219-1230.
- Johansen, M., J. M. Elliot & A. Klemetsen. 2005. Relationships between juvenile salmon, *Salmo salar* L., and invertebrate densities in the River Tana, Norway. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 331-343.
- Keenleyside, M. H. A. & C. E. Prince. 1976. Spawning-site selection in relation to parental care of eggs in *Aequidens paraguayensis* (Pisces: Cichlidae). *Canadian Journal of Zoology* 54: 2135-2139.
- Keenleyside, M. H. A., R. C. Bailey & V. H. Young. 1990. Variation in the mating system and associated parental behaviour of captive and free-living *Cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces, Cichlidae). *Behaviour* 112: 202-221.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. Benjamin Cummings, United States.
- Lavery, R. J. 1991. Physical factors determining spawning site selection in a Central American hole nester, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Environmental Biology of Fishes* 31: 203-206.
- Lehtonen, T. K., B. B. M. Wong, A. Svennsson & A. Meyer. 2011. Adjustment of brood care behaviour in the absence of a mate in two species of Nicaraguan crater lake cichlids. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 613-619.
- McElroy, D. M. & I. Kornfield. 1990. Sexual selection, reproductive behavior, and the speciation in the mbuna species flock of Lake Malawi (Pisces: Cichlidae). *Environmental Biology of Fishes* 1-4: 273-284.
- McElroy, W. D., B. M. Wetherbee, C. S. Mostello, C. G. Lowe, G. L. Crow & R. C. Wass. 2006. Food habits and ontogenetic changes in the diet of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in Hawaii. *Environmental Biology of Fishes* 76: 81-92.
- Pillay, T. V. R., & M. N. Kuttly. 2005. *Aquaculture principles and practices*. Blackwell, Iowa, EEUU.
- Pusey, B. J., & A. H. Arthington. 2003. Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. *Marine & Freshwater Research* 54: 1-16.
- Reardon, E. E., & L. J. Chapman. 2010. Hypoxia and energetics of mouth brooding: Is parental care a costly affair? *Comparative Biochemistry and Physiology – Part A: Molecular & Integrative Physiology* 156: 400-406.

- Refsnider, J. M. & F. J. Janzen. 2010. Putting eggs in one basket: ecological and evolutionary hypothesis for variation in oviposition-site choice. *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41:39-57.
- Reddon, A. R. & P. L. Hurd. 2009. Differences in aggressive behavior between convict cichlid color morphs: amensalistic convicts lose even with a size advantage. *Acta Ethologica* 12: 49-53.
- Rodrigues, R. R., J. Zuanon, K. Del-Claro & L. N. Carvalho. 2012. Reproductive behavior of the Amazonian dwarf cichlid *Apistogramma hippolytae* Kullander, 1982: offsetting costs and benefits. *Acta Ethologica* 15: 47-53.
- Salas, E. 2003. Cuido parental en *Archocentrus sajica* (Pisces: Cichlidae): Defensa de las crías e inversión en forrajeo, p. 184-190. In F. Bolaños & J. Lobo (eds). *Curso Biología de Campo 2003*.
- Schmitter-Soto, J. J. 2007. A systematic revision of the genus *Archocentrus* (Perciformes: Cichlidae), with the description of two new genera and six new species. *Zootaxa* 1603: 1-78.
- Schütz, D., G. Pachler, E. Ripmeester, O. Goffinet & M. Taborsky. 2010. Reproductive investment of giant and dwarfs: specialized tactics in a cichlid fish with alternative male morphs. *Functional Ecology* 24: 131-140.
- Sefc, K. M. 2011. Mating and parental care in Lake Tanganyika's cichlids. *International Journal of Evolutionary Biology* 2011: 1-20.
- Shubha, M. & S. R. Reddy. 2011. Effect of stocking density on growth, maturity, fecundity, reproductive behaviour and fry production in the mouth brooding cichlid *Oreochromis mossambicus* (Peters). *African Journal of Biotechnology* 10: 9922-9930.
- Smith, R. L. & T. M. Smith. 2001. *Ecología*. Pearson Addison Wesley, España.
- Stelkens, R. B., M. E. R. Pierotti, D. A. Joyce, A. M. Smith, I. van der Sluijs & O. Seehausen. 2008. Disruptive sexual selection on male nuptial coloration in an experimental hybrid population of cichlid. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 2861-2870.
- Svanbäck, R., P. Eklöv, R. Fransson & K. Holmgren. 2008. Intraspecific competition drives multiple species resource polymorphism in fish communities. *Oikos* 117: 114-124.
- Thünken, T., D. Meuthen, T. C. M. Bakker & H. Kullman. 2010. Parental investment in relation to offspring quality in the biparental cichlid fish *Pelvicachromis taeniatus*. *Animal Behaviour* 80: 69-74.
- Umaña, G. 1998. Characterization of some Golfo Dulce drainage basin rivers (Costa Rica). *Revista de Biología Tropical* 46: 125-135.
- Ward-Campbell, B. M. S. & F. W. H. Beamish. 2005. Ontogenetic changes in morphology and diet in the snakehead, *Channa limbata*, a predatory fish in western Thailand. *Environmental Biology of Fishes* 72: 251-257.

Wisenden, B. D., T. L. Lanfranconi-Izawa & M. H. A. Keenleyside. 1995. Fin digging and leaf lifting by the convict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum*: examples of parental food provisioning. *Animal Behaviour* 49: 623-631.

Zworykin, D. D., S.V. Budaev & A. D. Mochev. Does parental fin digging improve feeding opportunities for offspring in the convict cichlid? *Environmental Biology of Fishes* 57: 443-449.

Cuadros y figuras

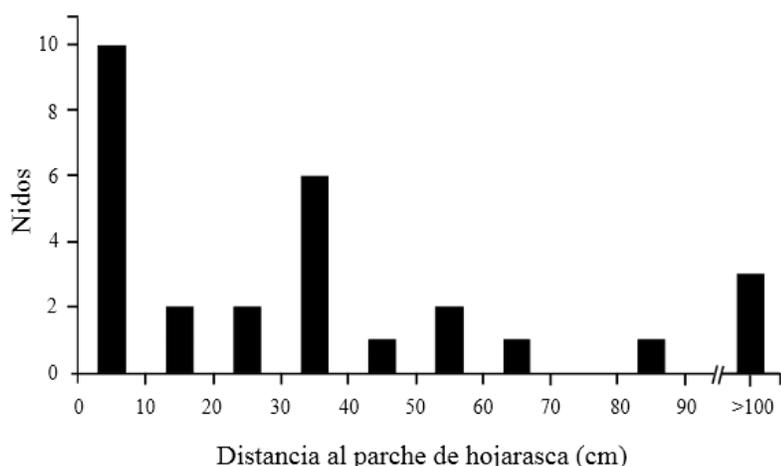


Fig. 1: Número de nidos según la distancia al parche de hojarasca más cercano en la Quebrada Aguabuena en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

Cuadro 1. Promedio \pm desviación estándar de las dimensiones del refugio de las parejas de *C. sajica* y análisis de varianza y de homogeneidad de varianzas según el sitio de construcción (adentro o afuera) con respecto al parche de hojarasca.

	Sitio de construcción		Prueba de ANDEVA homogeneidad			ANDEVA		
	Adentro (n=9)	Afuera (n=18)	F	gl	p	F	gl	p
Largo (cm)	11.00 \pm 4.87	23.15 \pm 17.99	4.01	27	0.05	3.90	27	0.06
Ancho (cm)	6.33 \pm 2.06	10.58 \pm 7.44	2.79	27	0.10	2.77	27	0.10
Profundidad de la cavidad (cm)	9.22 \pm 4.68	10.79 \pm 8.44	0.77	27	0.39	0.27	27	0.61

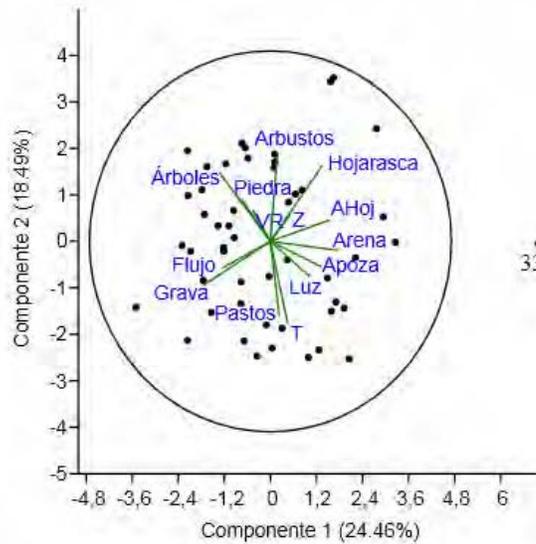


Fig. 2: Primeros dos componentes del ACP que explican un 42.95% de la variabilidad acumulada y agrupa todos los sitios de muestreo (n=50) según los predictores incluyendo el límite al 95% de confianza.

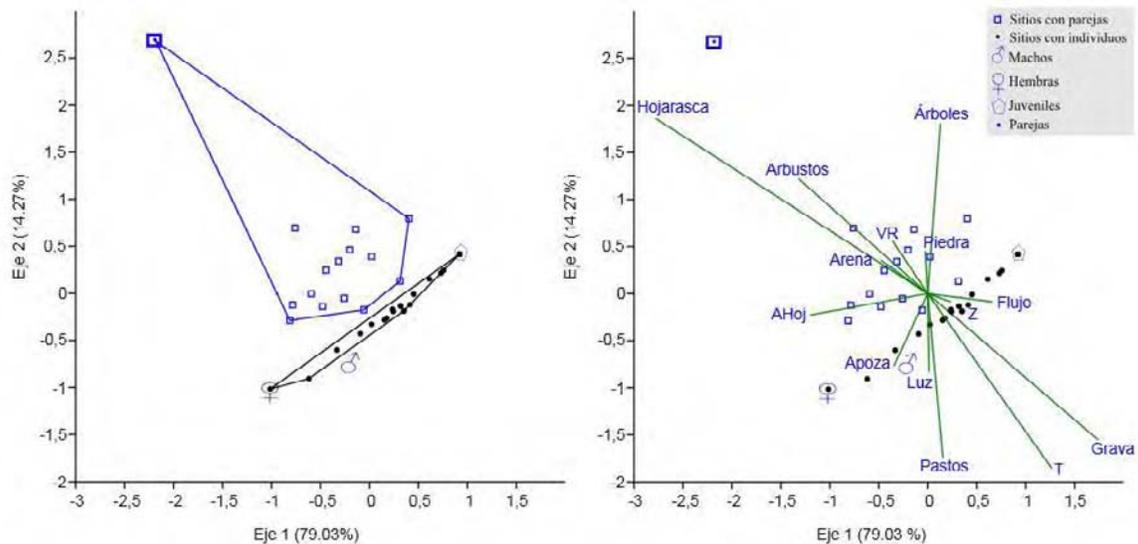


Fig. 3: Análisis de correspondencias canónicas para las abundancias de los diferentes estadios de *C. sajica* que explican un 93.30% de la variabilidad total. A) Agrupamiento de los sitios según la presencia de parejas e individuos no reproductivos (machos, hembras y juveniles). B) Triplot con las variables predictoras y su relación con los diferentes estadios en la Quebrada Aguabuena en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

Caracterización y posible función del canto de *Volatinia jacarina* (Emberizidae) y efecto del salto como despliegue visual.

Karla Conejo-Barboza

Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica; kalinabarboza@gmail.com

Resumen: La comunicación en aves se da por medio del canto y algunas veces este viene acompañado con un despliegue visual. *Volatinia jarina* es un ave pequeña que se encuentra en pastizales y generalmente los machos utilizan esta combinación de despliegues. El objetivo de este trabajo es caracterizar un tipo de canto de esta especie, determinar su función y evaluar cuales variables acústicas cambian cuando se ejecuta el canto junto con un salto y sin él. Para ello se grabaron los cantos de 5 individuos al borde de la carretera de Rincón de Osa, se les colocó playback cerca de sus territorios para ver su reacción y se grabó un individuo focal mientras este cantaba perchado en un mismo sitio y saltando. Se obtuvo que los individuos presentan rangos de frecuencia baja, alta y máxima diferentes entre ellos, lo que apoya el argumento de individualización del canto. Las respuestas ante los playbacks sólo fueron emitidas por algunos machos y esta respuesta fue más agresiva al reproducir el canto de un macho no vecino (separados por 200m) en el territorio de otro macho. Por último, se sabe que este tipo de despliegues visuales permiten que el mensaje se reciba claramente aún cuando aumente la distancia entre individuos y que además ayuda a disminuir la atenuación del canto. Por último, en este estudio se obtuvo que la frecuencia alta aumenta y la duración del canto disminuye cuando el macho se encuentra saltando.

Palabras clave: Comunicación acústica, variación individual, territorialidad, atenuación del sonido.

La producción acústica en las aves además de las señales visuales, forman parte de la comunicación que existe entre individuos. Este tipo de comunicación es importante en el reconocimiento inter e intraespecífico, relaciones sociales, alarma contra depredadores, defensa de territorios (Marler & Slabbekoom 2004), atracción de la pareja (Handford & Lougeed 1991), competencia entre machos (Lack 1968).

El canto en las aves está constantemente bajo presiones selectivas tanto intra-sexual como inter-sexual, causando que entre individuos de una misma especie, existan variaciones acústicas, aunque para el oído humano suene muy similar. Estas variaciones pueden ocurrir tanto a nivel macrogeográfico como microgeográfico (Catchpole & Slater 2008). Incluso hay especies que presentan una mayor diferenciación individual en su canto que otras, como el caso de *Haplospiza unicolor* y *Volatinia jacarina* (Vielliard 1987). Sin embargo, los estudios a nivel intrapoblacional son pocos en relación a la abundante comparación de cantos intraespecíficos en diferentes áreas geográficas.

En el caso particular, *V. jacarina* es un ave muy pequeña (10 cm) que habita campos con gramíneas y herbáceas, sitios con arbustos y parches con zacate en bordes de carreteras. Presenta un dimorfismo sexual marcado donde el macho adulto tiene un plumaje color negro azulado lustroso y es negro azulado con flecos de color café cuando es juvenil. Ambos estadios presentan una mancha blanca a ambos lados del pecho, visible sólo durante el vuelo. La hembra por su parte, presenta un plumaje café opaco por encima del cuerpo y las alas son fuscas con flecos café. Su producción acústica se basa entre reclamos y

chasqueos suaves, además los machos emiten zumbidos, que generalmente están acompañados de un salto de 30 a 90 cm (Stiles & Skutch 2004) con las alas extendidas (Alderton 1963, Wilczynski *et al.* 1989) durante media hora o más, sobre una misma percha (Stiles & Skutch 2004) o cercana a la del inicio (obs. personales).

Esta combinación acústico-visual está relacionada con la defensa territorial (Alderton 1963, Weathers 1986). Pero no siempre que el territorio está comprometido, se realizan ambos despliegues (Alderton 1963, Wilczynski *et al.* 1989). Las áreas que los machos defienden miden aproximadamente 25 m de diámetro (Murry 1982) y son utilizados para colocar el nido (Alderton 1963, Murry 1982).

En otros estudios, se argumenta que el "canto-salto" (Stiles & Skutch 2004) permite que el mensaje sea detectado a mayor distancia que si se emitiera sobre una percha fija (Wilczynski *et al.* 1989) y que en general este tipo de despliegues ayudan a disminuir la atenuación del sonido en aves (Morton 1975, Martin & Marler 1977, Martin *et al.* 1977, Brenowitz 1982) y en ranas (Brenowitz *et al.* 1984). Debido a que esta especie vive en pastizales muy altos (Alderton 1963, Murry 1982) el sonido tiende a atenuarse más y el mensaje termina siendo confuso si no se está a cercano al emisor (Wilczynski *et al.* 1989).

El objetivo de este estudio es caracterizar acústicamente un canto específico emitido por los machos de *V. jacarina* en el sector de Rincón de Osa, Costa Rica y determinar si este se trata de un canto para defensa de territorio, donde se esperaría una respuesta agresiva (acercamiento, ataque o emisión de otro canto) por parte de un macho al escuchar el canto grabado de otro ("playback"). Por otro lado si se trata de un canto de cortejo, donde se esperaría que la que sea atraída por el canto sea una hembra. Por último determinar el efecto que tiene el despliegue visual "salto" en las variables acústicas (frecuencia y tiempo) de dicho canto.

Materialtes y Métodos

Sitio de estudio: El proyecto se realizó del 23 al 31 de enero del 2012, en Agua Buena de Rincón de Osa, en la provincia de Puntarenas. Se hizo un recorrido de 3.5 km hacia el norte sobre la calle frente al Centro de Estudios y Empoderamiento Comunal Dr. Alvaro Wille Trejos de la Fundación Neotrópica, y de la pulpería de la comunidad de "El Campo", se recorrieron 5 km al este sobre la calle que va hacia el Parque Nacional Corcovado. Esta región cuenta con una amplia zona de bosque secundario compuesta por parques nacionales, reservas privadas, parches en regeneración y potreros (<http://www.neotropica.org>)

Búsqueda y Grabación de individuos: Las grabaciones se realizaron en horas de la mañana (7:00-11:00 am) y durante la tarde (2:00-4:00 pm). Cada individuo fue grabado a un mínimo de 4 m de distancia con una grabadora Marantz PMD620 y un micrófono direccional Audio-Technica ATR6550. Durante los primeros cuatro días de muestreo se grabaron las vocalizaciones de todos los individuos machos de *V. jacarina* que se pudo encontrar a lo largo de todo el recorrido, para evitar grabar al mismo individuo. Aquellos donde no se pudo ver al individuo que estaba vocalizando su grabación fue omitida. En cuanto a las hembras de esta especie sólo se anotaba el sitio donde eran observadas y si interactuaban o no con el macho.

Para determinar la función del canto, en los días siguientes se colocaba un playback del canto de esta especie (obtenido en la página <http://www.xeno-canto.org> y con una de

las vocalizaciones obtenidas durante los primeros días de muestreo) a 5 m de donde se había visto cada uno de los individuos, tanto hembras como machos, en días anteriores. Luego se anotó el comportamiento que se pudo ver antes, durante y después de la reproducción del canto.

Por último, se estableció un individuo focal, el cual fue constantemente grabado, mientras emitía el canto estando en una percha fija o saltando sobre esta, para determinar el efecto en las variables acústicas (frecuencia baja, alta, máxima y tiempo), que podía tener el despliegue visual salto.

Análisis bioacústico y estadístico: Se analizaron las grabaciones de mejor calidad en el programa de análisis bioacústico Raven Pro 1.4. Para la caracterización acústica del canto se calculó la frecuencia alta, baja, máxima y el tiempo del canto completo. Para lo anterior se definió como canto al conjunto de elementos separado por un mínimo de 2 segundos de tiempo (Fig. 1). Luego se calculó el promedio y la desviación estándar de todas estas variables entre los individuos y se hizo una prueba de MANOVA relacionando todas las variables acústicas medidas con los individuos grabados para evaluar si los promedios de las frecuencias y el tiempo era iguales en todos los individuos. Sólo para corroborar se hizo una prueba de ANOVA para cada una de las variables para ver cuáles influyen el resultado obtenido por la prueba anterior. También se realizaron cuatro (una para cada variable) pruebas *t* student, asumiendo igualdad de varianzas, para determinar si existen diferencias en la frecuencia baja, frecuencia alta, frecuencia máxima y la duración del canto entre el canto que se emite mientras el individuo esta perchado o se encuentra saltando.

Resultados

Según Fandiño-Mariño & Vielliard 2004, el canto de esta especie se compone de una sola nota, debido a que no presenta silencios, similar a lo que se obtuvo en este estudio sólo que presenta una menor duración. Debido al argumento anterior y principalmente por contar con grabaciones de baja calidad (baja resolución del canto en el espectograma) se optó por no analizar los elementos, así que solo se analizaron las variables bioacústicas para el canto total.

Se grabaron en total cinco individuos de *V. jacarina*. Sólo se pudo grabar un tipo de canto, el mismo para todos los individuos. Se analizaron 11 repeticiones del canto en 45 s de grabación para cada individuo (menor tiempo de grabación obtenido para uno de los individuos). Esto con el objetivo de estandarizar los tamaños de muestra por individuo y poder compararlos.

Los promedios más altos en frecuencia alta y máxima los presentó el individuo 1, pero en frecuencia baja es cercano al individuo 4 (Figura 2). En cuanto al tiempo, los individuos 1, 3 y 4 presentan valores cercanos (Figura 3). También es importante destacar la diferencia de promedios que existe entre las frecuencias de los individuos vecinos 1 y 3. (Figura 2). A pesar de esto, todos los individuos grabados presentan diferencias en las variables acústicas de su canto (MANOVA: Hotelling-Lawley $F_{12/140}=33.81$, $p<0.0001$). Es más, según el análisis de varianza el promedio de cada macho en la frecuencia baja ($F_{4/50}=61.06$, $p<0.005$), frecuencia alta ($F_{4/50}=230.73$, $p<0.005$), frecuencia máxima ($F_{4/50}=2029.37$, $p<0.005$) y duración del canto ($F_{4/50}=414.08$; $gl:4$; $p<0.005$), son diferentes.

Solamente el individuo 1 y 2 respondieron al playback (<http://www.xeno-canto.org>), sin embargo, su respuesta no fue agresiva, los individuos sólo emitían el canto pero no saltaban o se movían de su percha, los otros individuos se alejaban o no reaccionaban ante el estímulo (sin movimiento y sin canto respuesta). Ahora, cuando se le reprodujo el canto del individuo 1, sólo el individuo 4 comenzó a saltar y a dirigirse a la fuente de sonido, sin emitir vocalizaciones, el individuo 3 y 1 cantaron poco e ignoraron el playback después de un minuto.

Por último, según la prueba *t* student, el despliegue visual salto, afecta la frecuencia alta ($T=7,05$; $gl:10$; $p<0,005$), siendo esta mayor cuando el canto va acompañado del despliegue visual, también la duración del canto ($T=9,61$; $gl:10$; $p<0,005$) se ve afectada ya que disminuye con la combinación acústico visual (Cuadro 1). La frecuencia baja ($T=3,33$; $gl:10$; $p>0,005$) y máxima ($T=0,84$; $gl:10$; $p>0,005$) no parecen cambiar significativamente durante ni en ausencia del despliegue.

Discusión

Las características acústicas del canto de un individuo son propias de este (Handford y Lougeed 1991). A un nivel macrogeográfico se conoce que los individuos de *V.jacarina* a un nivel estructural (diferentes formas y ordenación de los elementos al verlos en el espectrograma) son muy variables en su canto (Fandiño-Mariño & Vielliard 2004). En este estudio, se pudo ver que dentro de una misma población los individuos de esta especie continúan variando su canto, sólo que en esta ocasión lo que cambia son las variables acústicas, como frecuencia y tiempo, y no así los elementos.

Debido a que los machos y no las hembras respondieron a las reproducciones y tomando en cuenta el comportamiento del individuo 4, es posible que el canto presente una función de territorialidad y más aún de advertencia ya que el individuo 4 no canto ni salto al escuchar la reproducción sino que inmediatamente buscó de donde venía el sonido y se fue contra este. La combinación acústico-visual generalmente es utilizada en defensa territorial y más cuando los territorios están muy cercanos entre sí, pero según lo que se conoce de esta especie no sólo utiliza esta estrategia (Alderton 1963; Weathers 1986) y puede que aunque el individuo se encuentre perchado también este realizando un canto de advertencia o señalización de su territorio.

Algunas aves territoriales, tienen la capacidad de reconocer ciertas características acústicas de los individuos vecinos los cuales pueden o no ser familiares; esto con el objetivo de no gastar energía respondiendo agresivamente al escuchar el canto de cualquier intruso y evitar peleas innecesarias (Lovell y Lein 2004; Hyman y Hughes 2006). Esta capacidad de reconocer vecinos y extraños está relacionada con la variación individual que presente los individuos dentro de una misma especie (Fandiño-Mariño & Vielliard 2004). Esto explicaría porque el individuo 3 (vecino) y el individuo 1 (su mismo canto) no reaccionaron agresivamente como lo hizo el 4 (no vecino) que se encontraba aproximadamente a unos 200 m de donde se encontraba el territorio del individuo grabado.

Además de disminuir la atenuación del canto (Morton 1975; Martin y Marler 1977; Martin *et al.* 1977; Brenowitz 1982) y permitir enviar mensajes claros a distancias mayores (Wilczynski *et al.* 1989), el realizar el salto hace que en promedio la frecuencia alta aumente pero hace que el canto sea un poco más corto. Es posible que si se hubiera analizado la diferencia de intensidad entre un canto con salto y no, podríamos argumentar

corroborar si se da una disminución de la atenuación del sonido; sin embargo la intensidad registrada en los cantos grabados depende mucho de la calidad del equipo de grabación y cambia con la distancia a la cual se esté del individuo focal, lo cual es muy difícil de estandarizar.

En conclusión, existen diferencias significativas en las variables acústicas del canto entre los individuos de *V. jacarina* dentro de una misma población. Es probable que la combinación acústico visual analizada en este estudio tenga como función advertir a posibles intrusos sobre la delimitación del territorio en los machos. El salto, además de tener la función antes mencionada, aumenta la frecuencia alta en el canto y disminuye su duración.

Agradecimientos.

Se agradece a Federico Bolaños y a Eduardo Chacón por sus comentarios y ayuda en la realización de este trabajo. A Gilbert Barrantes por su ayuda durante los análisis y sus comentarios durante la elaboración del manuscrito. Finalmente, a Jorge Lobo y Elena Vázquez por su ayuda en el trabajo de campo.

Bibliografía

- Alderton, C. 1963. The breeding behavior of the blue-black grassquit. *Condor* 65: 154-162.
- Brenowitz, E. 1982. The active space of red-wing blackbird song. *Journal of Comparative Physiology* 147: 511-522.
- Brenowitz, E., W. Wilczynski & H. Zakon. 1984. Acoustic communication in spring peepers. Environmental and behavior aspects. *Journal of Comparative Physiology* 155: 585-592.
- Cantos de *Volatinia jacarina*. Consultada el 23 de enero del 2012, de la base de datos Xeno-canto: sharing bird songs from around the world. <http://www.xeno-canto.org>
- Catchpole C. & P. Slater. 2008. Bird Song: Biological themes and variations. Cambridge University Press. United Kingdom. 335 p.
- Centro de estudios y empoderamiento comunal Dr. Alvaro Wille Trejos CEEC-AWT. Consultada el 15 de abril del 2012, de la página electrónica de la Fundación Neotrópica (Península de Osa): <http://www.neotropica.org>
- Fandiño-Mariño, H. & J. Vielliard. 2004. Complex communication signals: the case of the Blue-black Grassquit *Volatinia jacarina* (Aves: Emberizidae) song. Part I - A structural analysis. *Anais da Academia Nacional de Ciências* 76: 325-334.
- Handford, P & 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.
- Hyman J. y M. Hughes. 2006. Territory owners discriminate between aggressive and nonaggressive neighbours. *Animal Behavior* 72:209-215.
- Lack, D. 1968. Ecological Adaptation for breeding in birds. Barnes and Noble, Inc. USA. 409 p.

- 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.
- Marler, P. & H. Slabbekoorn. 2004. *Nature's Music - The science of birdsong*. Elsevier Academic press. California. 504 p.
- Martin, K. & P. Marler. 1977. Sounds transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate habitats. *Behavior, Ecology and Sociobiology* 2: 271-290
- Martin, K., D. Quine & P. Marler. 1977. Sounds transmission and its significance for animal vocalization. II. Tropical forest habitats. *Behavior, Ecology and Sociobiology* 2: 291-302
- Morton, E. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Nat.* 108: 17-34.
- Murry, B. 1982. Territorial behavior of the blue-black grassquit. *Condor* 84: 119.
- Stiles, F.G & A. Skutch. 2004. *Guía de Aves de Costa Rica*. Editorial INBio, Heredia, Costa Rica. 574p.
- Vielliard, J. 1987. Uso da bioacústica na observação de aves. *In: Coelho EP. (Ed). II Enc Nac Anilhad Aves*. Río de Janeiro: UFRJ, p. 98-121.
- Weathers, W. 1986. Thermal significance of courship displays in the blue-black grassquit (*Volatinia jacarina*). *National Geographic Research* 2: 291-301.
- Wilczynski, W., M. Ryan & E. Brenowitz. 1989. The display of the blue-black grassquit: the acoustic advantage of getting high. *Ethology* 80: 218-222.

Cuadros y Figuras

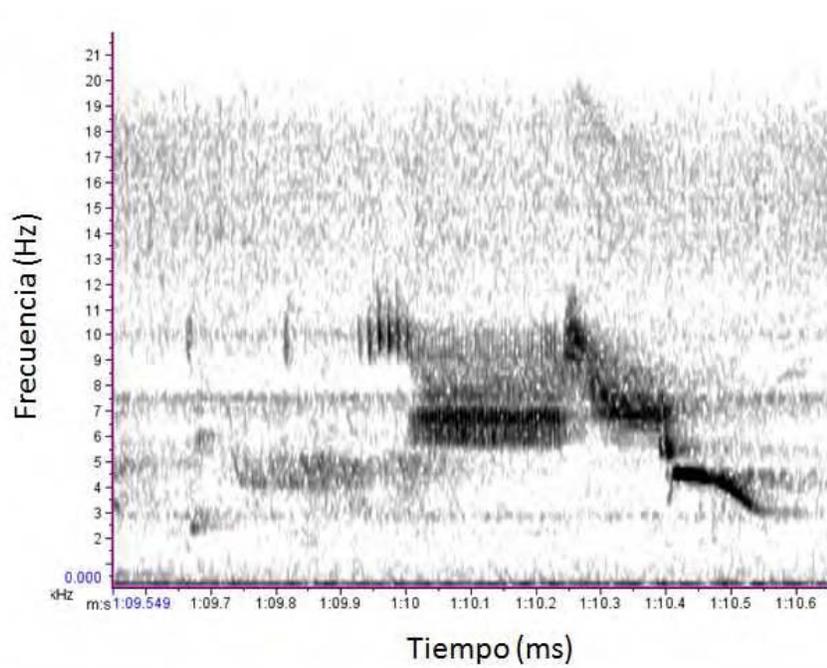


Figura 1. Espectrograma de lo que se definió como el canto de un macho de *Volatinia jacarina* cuando este está perchado



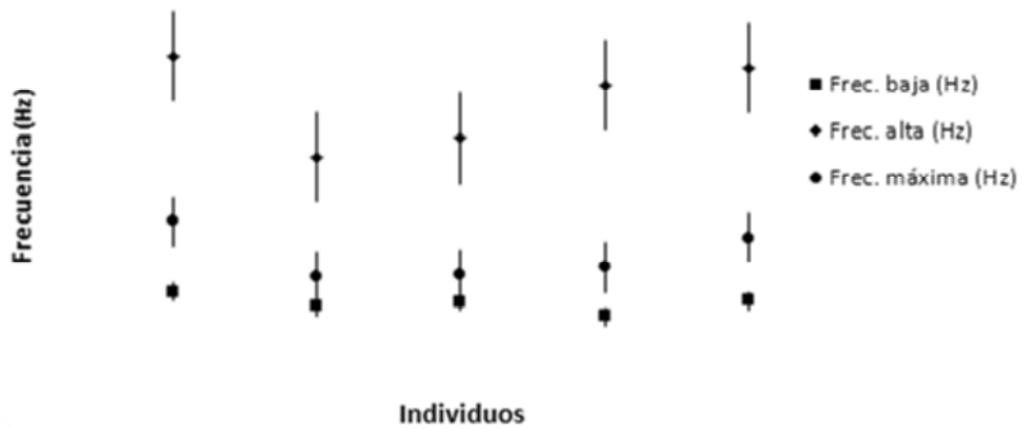


Fig. 2 Promedios y desviación estándar para las frecuencias baja, alta y máxima de cinco machos de *Volatinia jacarina* de una misma población.

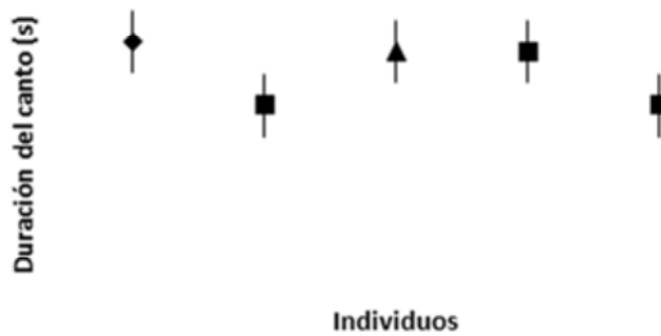


Fig. 3 Promedios y desviación estándar de la duración del canto de cinco machos de *Volatinia jacarina* de una misma población.

Cuadro 1. Promedios y desviaciones estándar para cada una de las variables acústicas medidas en los cantos de *Volatinia jacarina* mientras realiza el despliegue acústico-visual y no. (P= perchado; S= saltando).

Variable	Prom.	Desv. Est.
Frec. baja (Hz) P	2929.81	85.17
Frec. baja (Hz) S	3049.04	102.39
Frec. alta (Hz) P	10481.73	180.89
Frec. alta (Hz) S	11109.58	349.26
Frec. máxima (Hz) P	4525.87	278.74
Frec. máxima (Hz) S	4431.90	256.59
Dur. del canto(s) P	0.60	0.01
Dur. del canto(s) S	0.58	0.01