



UNIVERSIDAD DE
COSTA RICA

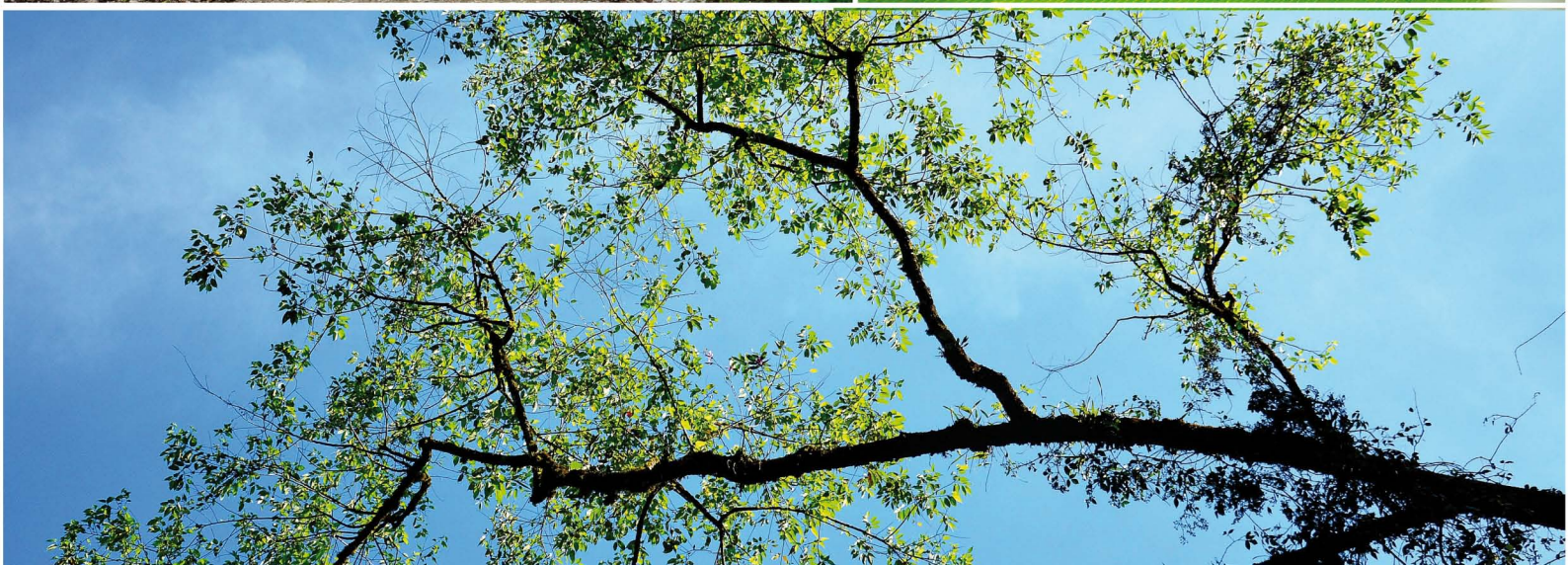
ESCUELA DE
BIOLOGÍA



Biología de Campo 2015



Coordinadores:
Mauricio Fernández Otárola
Jeffrey A. Sibaja Cordero
Federico Bolaños



Universidad de Costa Rica

Escuela de Biología

Biología de Campo

XII Edición

Coordinadores:

Mauricio Fernández Otárola

Jeffrey A. Sibaja Cordero

Federico Bolaños

Golfito

Enero-Febrero 2015

Índice

	Página
Presentación	iv
Participantes	v
Fotografía del grupo	vi
Fotos de los participantes	vii
Informes grupales	1
Ambientes acuáticos	
Composición de fitoplancton según gradientes ambientales de la Bahía de Golfito, Costa Rica.	
<i>Melissa Rodríguez Girón</i>	2
Impacto de la sedimentación y la presencia de tres bioerosionadores en los arrecifes coralinos del Golfo Dulce de Costa Rica	
<i>Bernardo Valenzuela Benavides</i>	12
Densidad de larvas y pupas de <i>Protophila</i> sp. (Trichoptera: Glossosomatidae) según velocidad de la corriente y ubicación en la roca en quebradas	
<i>Katherine Bonilla Badilla</i>	24
Ambientes terrestres	
Plasticidad en la de construcción de la tela por <i>Leucauge argyra</i> (Aranea: Tetragnathidae) en pastizales de Golfito, Costa Rica	
<i>Jairo Moya Ramírez</i>	30
Relación entre el tamaño de la araña y el índice de gordura con el área de captura en telas de <i>Leucauge</i> sp. (Araneae: Tetragnathidae)	
<i>Juan Carlos Azofeifa Solano</i>	38
Relación entre la distancia de troncos caídos y la abundancia de las telas de diferentes familias de arañas de la hojarasca	
<i>Diego Solano Brenes</i>	43
Efecto del paisaje sobre la escogencia de sitio y la densidad de las arañas de hojarasca en un bosque tropical húmedo en regeneración, Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica.	
<i>Juan Ignacio Abarca Odio</i>	47
Relación entre la hora del día y la distancia al nido con la actividad de forrajeo y jineteo de la hormiga cortadora de hojas <i>Atta colombica</i> (Formicidae: Myrmecinae)	
<i>Beatriz Naranjo Elizondo</i>	58
Preferencia de percha e interacciones asociadas al comportamiento sexual en <i>Archiseptis</i> y <i>Microsepsis</i> (Sepsidae: Diptera)	
<i>Noelia Belfort Oconitrillo</i>	68
Diversidad y patrones de actividad de visitantes florales en <i>Dicraspidia donnell-smithii</i> (Muntingiaceae) en Golfito, Costa Rica	
<i>Irene Calderón Sanou</i>	78
Producción de néctar y registro de visitantes florales como posibles polinizadores de <i>Calathea lutea</i> (Marantaceae).	
<i>Laura Campos Esquivel</i>	89

Disponibilidad de sitios para anidar y su uso por pájaros carpinteros (<i>Melanerpes: Picidae</i>), según el desarrollo urbano en Golfito, Costa Rica: una comparación de diez años	<i>Francesca Protti Sánchez</i>	96
Efecto del ruido antropogénico sobre la bioacústica de las aves en un borde de bosque lluvioso en el pacífico sur de Costa Rica	<i>Daniel Arauz</i>	104
Dinámica forestal en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, Costa Rica	<i>Luis Girón</i>	112
Informes Individuales		125
Ambientes acuáticos		
Distribución espacial de <i>Phylloicus</i> (Calamoceratidae: Trichoptera) y de los tipos de casa según la corriente y el uso de hojas descompuestas para su construcción.	<i>Irene Calderón Sanou</i>	126
Diversidad y tamaño de ninfas de Ephemeroptera según el tipo de sustrato en una quebrada en Golfito, Costa Rica.	<i>Jairo Moya Ramírez</i>	139
Alometría de la quela mayor y apareamiento selectivo por tamaño en el camarón pistolero <i>Alpheus colombiensis</i> (Caridea: Alpheidae)	<i>Juan Carlos Azofeifa Solano</i>	145
Cuido parental de la mojarra <i>Amphilophus diquis</i> (Pisces: Cichlidae) en el Pacífico Sur de Costa Rica	<i>Beatriz Naranjo Elizondo</i>	156
Comunidad de renacuajos en los charcos a las orillas de la calle aledaña a un bosque secundario y sus posibles implicaciones en conservación	<i>Juan Ignacio Abarca Odio</i>	169
Ambientes terrestres		
Construcción del nido, comportamiento social e historia natural de <i>Euglossa cybelia</i> (Apidae: Euglossini) en Golfito, Costa Rica.	<i>Diego Solano Brenes</i>	181
Los frutos en descomposición de <i>Theobroma cacao</i> (Malvaceae) como recurso importante para la macrofauna en un bosque muy húmedo	<i>Noelia Belfort Oconitrillo</i>	195
Descripción del sistema de polinización y función de los frutos inmaduros en <i>Conostegia subcrustulata</i> (Melastomataceae - Miconieae) en bosque en regeneración en Golfito, Costa Rica	<i>Katherine Bonilla Badilla</i>	200
Patrones de distribución y movilidad de las arañas semiacuáticas Trechaleidae en la Quebrada Corozal, Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica.	<i>Laura Campos Esquivel</i>	209
Palatabilidad de individuos juveniles de <i>Rhinella marina</i> (Anura: Bufonidae) para diferentes depredadores	<i>Francesca Protti Sánchez</i>	218

Utilización de muestreo de distancia y playbacks para estimar la abundancia y densidad de *Thamnophilus bridgesii* (Thamnophilidae)

Daniel Arauz 227

Preferencia de uso entre *Carludovica palmata* y *C.rotundifolia* (Cyclanthaceae) por *Dermanura watsoni* (Phyllostomidae: Stenodermatinae) en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica.

Melissa Rodríguez Girón 234

Actividad de murciélagos insectívoros (Mammalia: Chiroptera) a diferentes mareas en bosque de mangle y bosque ripario

Luis Girón 249

Cancionero

258



Presentación

Desde su primera edición en 1995 el curso Biología de Campo se ha mantenido como uno de los más icónicos impartidos en la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica. Su enfoque en el desarrollo de todas las etapas de la investigación de campo ha marcado la formación de numerosas generaciones de biólogos costarricenses y extranjeros que han contribuido al desarrollo académico y científico de sus respectivos países. En esta XII edición se mantiene la visión inicial con la cual este curso fue creado, exponer al estudiante al diseño, ejecución, análisis y divulgación de investigación de campo en las diferentes áreas de la biología tropical.

A la fecha 194 estudiantes, 15 asistentes, 48 profesores y 9 coordinadores han colaborado en todas las ediciones del curso. En esta ocasión 15 estudiantes de pregrado y posgrado participaron de esta experiencia, en la cual se contó también con la participación de igual número de profesores. Este año el curso volvió en su totalidad a la ciudad de Golfito, un lugar privilegiado por la convergencia de diferentes ambientes que permiten una amplia oferta de posibilidades de trabajo.

Los proyectos desarrollados en esta edición incluyen ambientes marinos, dulceacuícolas y terrestres, que contemplan desde la comunidad del fitoplancton en la columna de agua, hasta la comunidad de árboles del bosque lluvioso. Trabajos enfocados en comportamiento, alometría, poblaciones, bioacústica, comunidades, interacciones mutualistas y antagonistas, uso e influencia del ambiente en diversos grupos, entre otros temas fueron desarrollados durante el curso. Con esto se cumplió uno de sus principales objetivos, el entrenamiento de campo en la investigación en diversidad de temas y ambientes.

Este curso solo fue posible gracias al apoyo de un gran número de personas, tanto visibles como anónimas en el área académica y administrativa que contribuyen al éxito de cada edición. A todos y todas las gracias por su indispensable colaboración. Agradecemos especialmente a Gustavo Gutiérrez, Viviana Lang y toda la Escuela de Biología por apoyar y financiar gran parte de los costos del curso. A la Sección de Transportes que posibilitó la movilización de los estudiantes y profesores, en especial nuestro agradecimiento a Audi Paniagua. Al personal del Recinto de Golfito, ya que gracias a su colaboración contamos con espacios para el alojamiento, trabajo y alimentación en la etapa de campo; nuestro más sincero agradecimiento a Georgina Morera, Mario Chacón y Alexander Castillo. A Guido Saborío y todo el personal de ACOSA por su colaboración para poder desarrollar el trabajo de campo. Finalmente, agradecemos a Marta del Río por su excelente cuchara y por su colaboración en muchos otros aspectos que contribuyeron al éxito logrado.

Participantes

Estudiantes

Juan Ignacio Abarca Odio
Daniel Arauz Naranjo
Juan Carlos Azofeifa Solano
Noelia Belfort Oconitrillo
Katherine Bonilla Badilla
Irene Calderón Sanou
Laura Campos Esquivel
Luis Girón Galván
Jairo Moya Ramírez
Beatriz Naranjo Elizondo
Francesca Protti Sánchez
Melissa Rodríguez Girón
Diego Solano Brenes
Bernardo Valenzuela Benavides
José Zelaya Jiménez

Profesores Visitantes

Juan José Alvarado
J. Edgardo Arévalo
Gilbert Barrantes
Mario Blanco
Daniel Briceño
Eduardo Chacón
William Eberhard
Paul Hanson
Jorge Lobo
Luis Sandoval
Monika Springer
Gerardo Umaña

Asistente

Álvaro Picado Zúñiga

Coordinadores

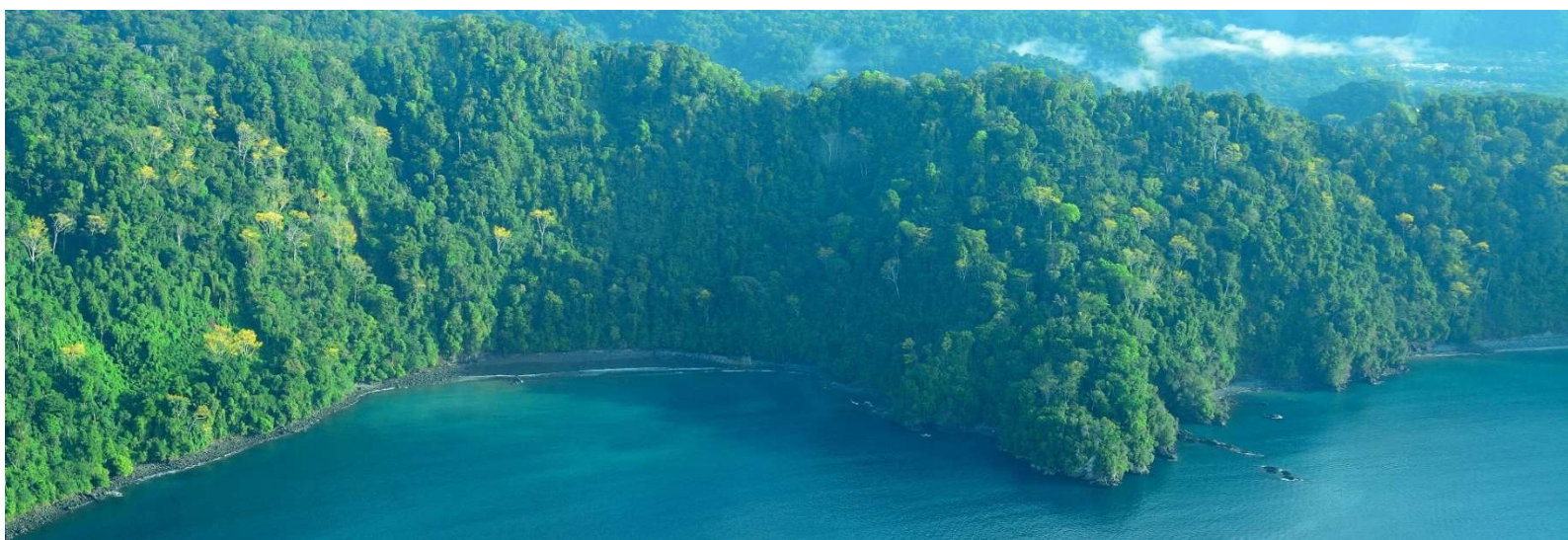
Mauricio Fernández Otárola
Jeffrey A. Sibaja Cordero
Federico Bolaños

Grupo de Biología de Campo 2015

Estudiantes
Profesores visitantes (primer grupo)
Asistente
Coordinadores



Los Estudiantes





Beatriz



Bernardo



Daniel



Diego

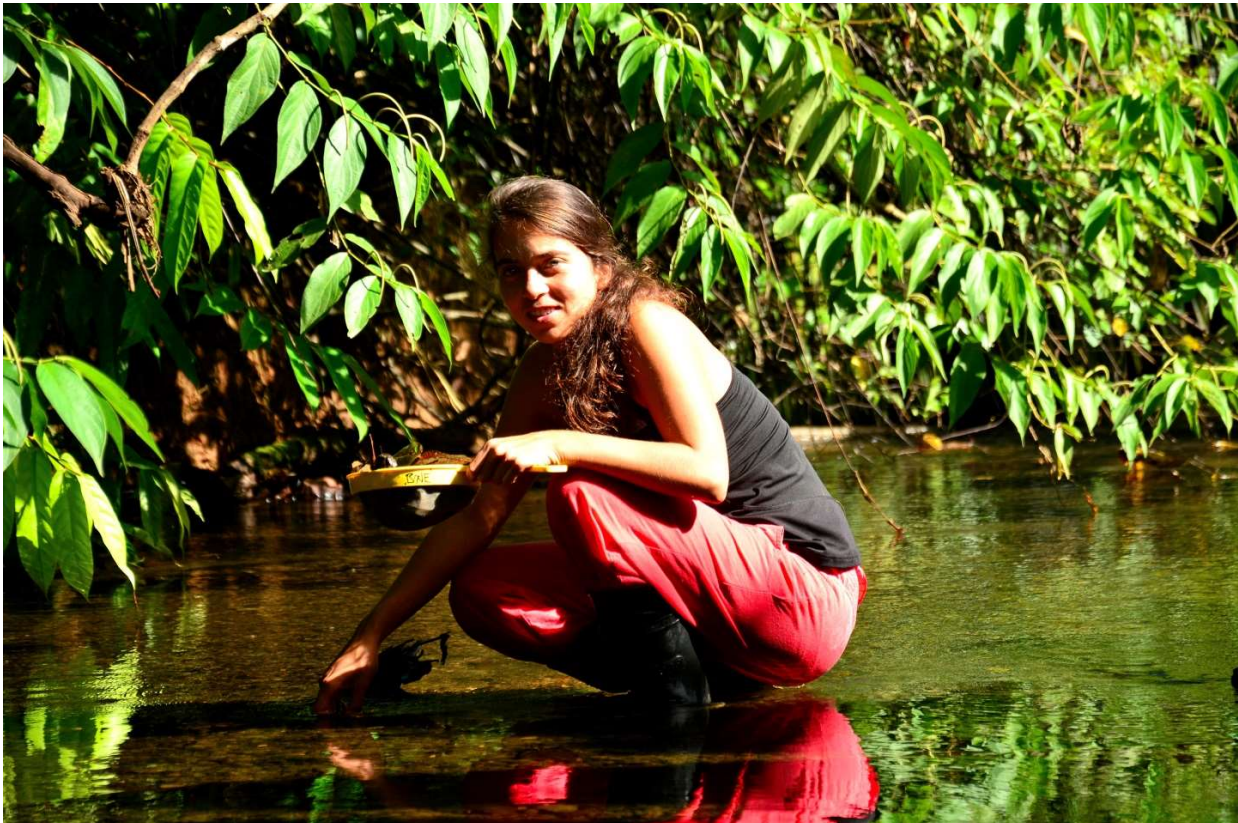


Francesca

Ignacio



Irene



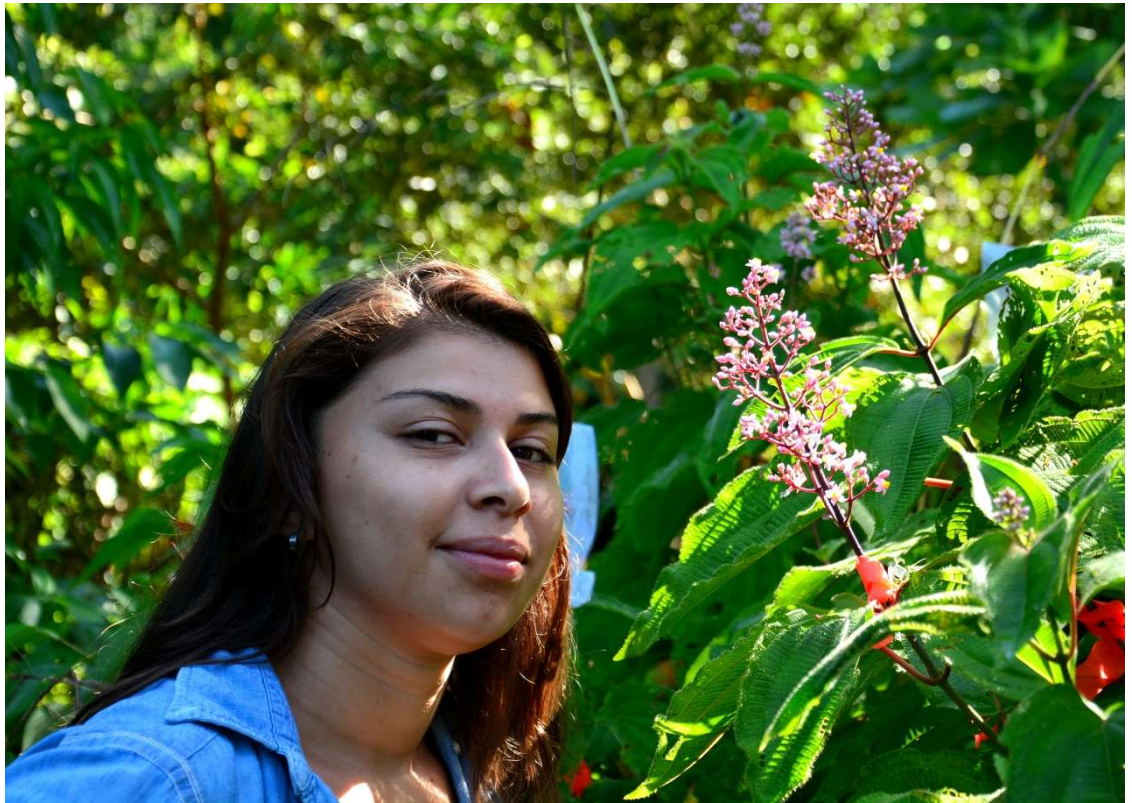


Jairo



José

Juan Carlos



Katherine

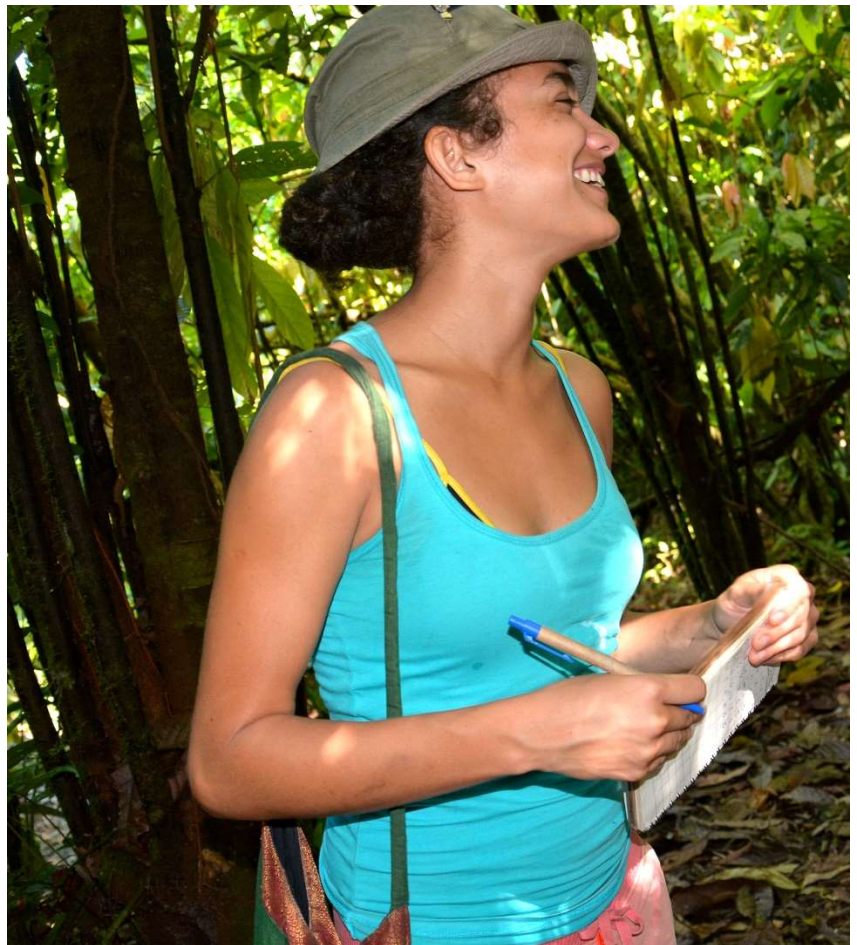
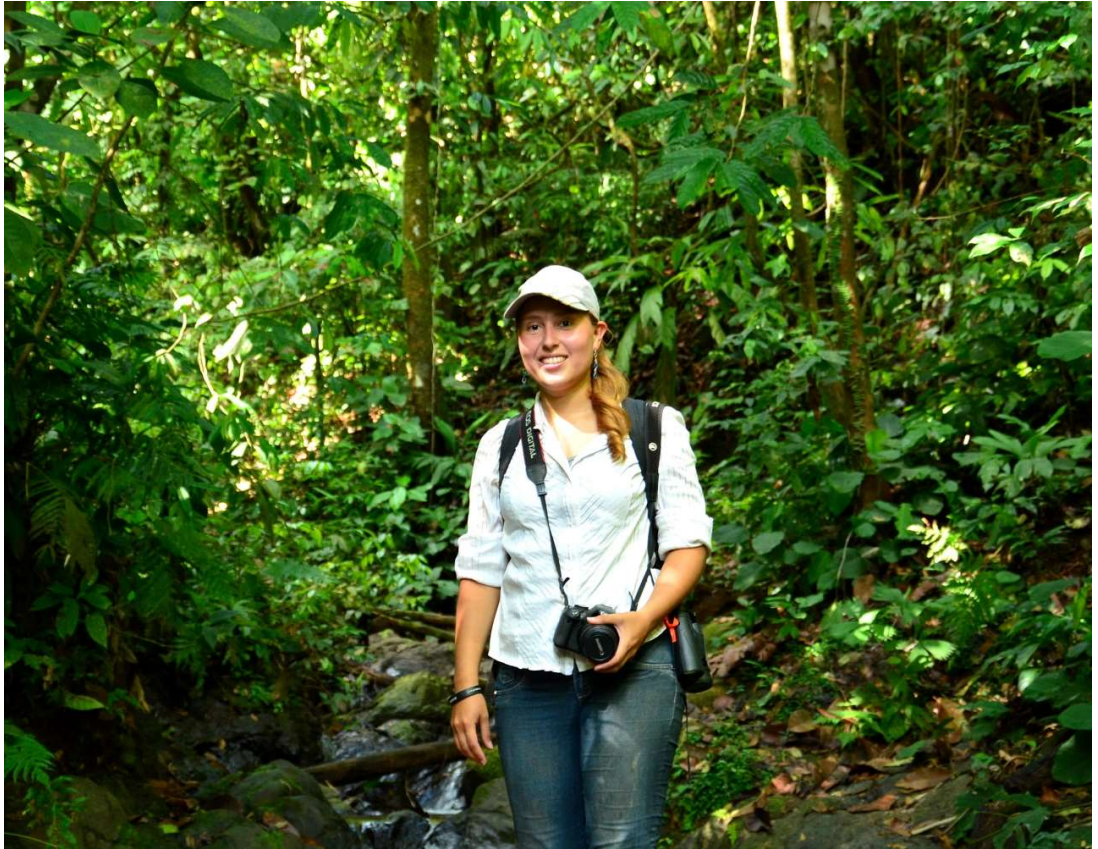


Laura



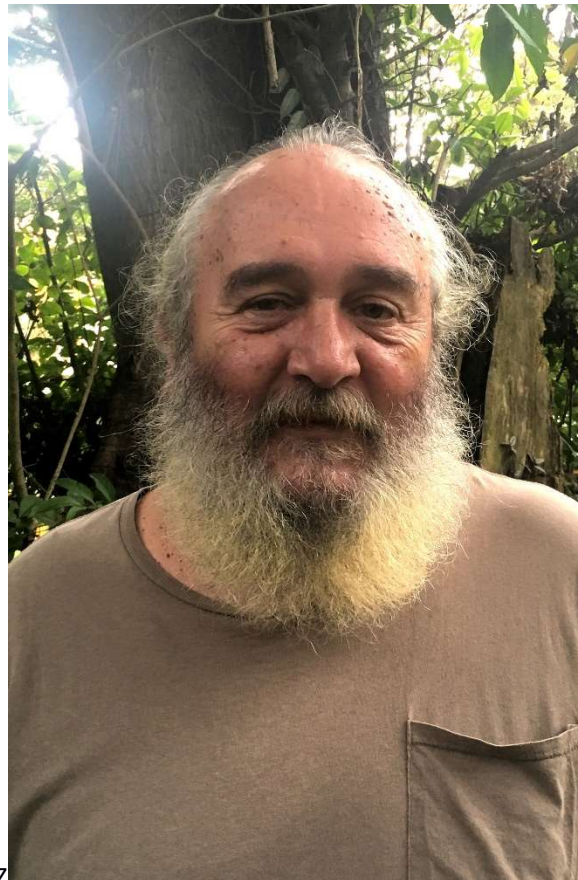
Luis

Melissa



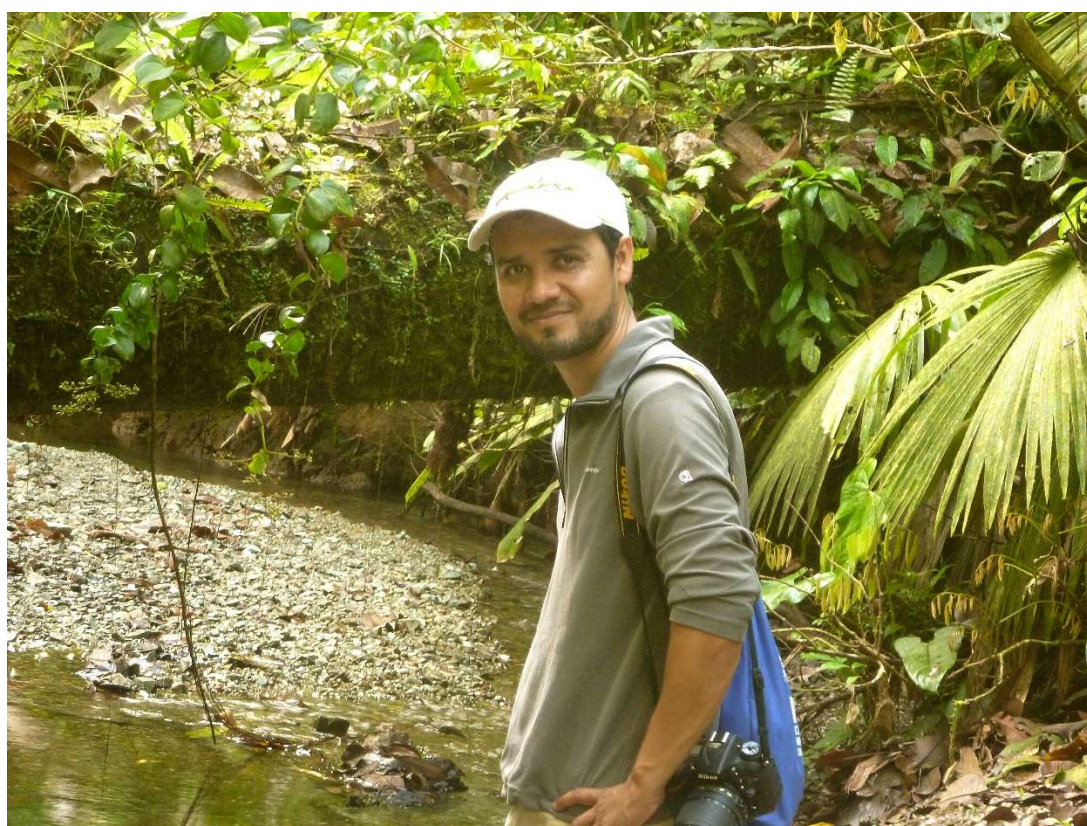
Noelia

Álvaro (Asistente)



Federico (Coordinador)

Jeffrey (Coordinador)



Mauricio (Coordinador)

PROYECTOS GRUPALES



Composición de fitoplancton según gradientes ambientales de la Bahía de Golfito, Costa Rica

Melissa Rodríguez-Girón¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; melissa.rg784@gmail.com

Coordinador: Gerardo Umaña

Resumen: El fitoplancton es responsable de la producción primaria en ecosistemas acuáticos y constituyen fuente de alimento para especies de interés comercial. En el presente estudio se determinó la composición de fitoplancton en tres sitios de la Bahía de Golfito, en los cuales se identificaron y contabilizaron los géneros por sitio de estudio. Se realizaron análisis bajo el índice de similitud de Bray-Curtis para evaluar la composición de fitoplancton entre y dentro de los sitios. En total para el estudio se contabilizaron 1575 individuos, pertenecientes a 40 géneros, siendo *Navicula* el género más común, encontrado dentro de las muestras de los tres sitios, seguido de *Prorocentrum*. Las muestras de la entrada de la bahía son más similares entre sí, mientras que Isla Pelicano y el sitio cerca al muelle, comparten poco la composición de géneros. En general, los sitios difieren en la composición de fitoplancton y las especies que están contribuyendo más a las diferencias en similitud entre sitios son *Gymnodinium*, *Gyrosigma*, *Navicula*, *Prorocentrum*, *Hemiaulus* y *Chaetoceros*. La cercanía de Isla Pelicano y el muelle a sitios donde hay influencia de ríos podría ser un factor que causa diferencias entre los sitios. A futuro, sería importante evaluar estos organismos como indicadores de contaminación del ecosistema, considerando que su composición varía por factores físico-químicos y concentraciones de nutrientes que llegan al océano.

Palabras clave: ambientes protegidos, caracterización, microalgas, *Navicula*, *Prorocentrum*.

El plancton constituye la unidad ecológica de estudio en el ambiente pelágico; los organismos que lo conforman son de gran importancia por ser los responsables, en el caso de los grupos autótrofos, de la producción primaria y de la riqueza de recursos pesqueros por ser alimento principal de peces, crustáceos y otras especies de interés comercial (Ochoa & Tarazona 2003, Morales 2011).

Hay varios factores físico-químicos que pueden determinar la presencia/ausencia de microalgas, entre ellos temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, nutrientes, niveles de clorofila entre otros (Freer & Vargas-Montero 2003, Quesada-Alpizar y Cortéz 2006, Morales 2011). Además, algunos autores como Acuña-González et al. (2004) y Morales (2011), mencionan que la contaminación es un factor que puede limitar o propiciar la presencia de algunos géneros de estos organismos.

El fitoplancton de Golfo Dulce es relativamente diverso, con aproximadamente unas 60 especies de diatomeas, y seis de dinoflagelados productores de floraciones algales nocivas (Freer & Vargas-Montero 2003, Morales-Ramírez et al. 2005, Morales 2011). En un estudio realizado por Beita-Jimenez (2012), se caracterizó la composición de fitoplancton superficial en la Bahía de Golfito, tomando en cuenta algunas variables ambientales presentes en el sitio, que podrían estar determinando dicha composición. El trabajo de Beita-Jimenez (2012) fue el primer aporte al conocimiento de la diversidad de microalgas para Golfito.

En el presente estudio pretende determinar la composición de estos organismos en tres sitios específicos de la Bahía de Golfito (Isla Pelicano, entrada de la bahía y el muelle) para ver si la composición varía entre los sitios y plantear cuales pueden ser algunos de los factores que durante el estudio determinan esa variación.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio

El Pacífico sur de Costa Rica, es interesante de estudiar debido a la diversidad biológica que presenta y a su relativamente bajo desarrollo costero (Quesada-Alpízar y Cortéz 2006). El Golfo Dulce es una bahía semicerrada del Pacífico Tropical Oriental, de formación tectónica y localizada en la costa sur de Costa Rica, entre los 8°27' y 8°45' norte y los 83°07' y 83°30' oeste (Morales 2011). Este golfo es uno de los pocos fiordos (por origen tectónico) tropicales del mundo, esto lo ha hecho objetivo de muchas investigaciones con temáticas muy diversas (Vargas & Wolff 1996). Golfito es una bahía que forma parte del Golfo Dulce. El estudio se realizó en el mes de enero de 2015 en tres sitios de la Bahía de Golfito (Isla Pelicano, entrada a la bahía y el muelle) (Figura 1).

Metodología

En cada sitio se midió la turbidez del agua a la profundidad con el disco de Secchi y se tomaron cinco muestras de agua superficial por medio de una botella de Niskin de 3 L de capacidad, de las cuales se extrajo una muestra de 1 L que se almacenaban en botellas color ámbar para analizarlas posteriormente en el laboratorio. Del agua extraída en la botella de Niskin se tomaron factores físico-químicos como salinidad con un refractómetro manual, oxígeno disuelto y temperatura de una de las cinco botellas por estación.

Para determinar la composición de fitoplancton, las muestras en el laboratorio se pasaron por filtros de membrana Whatman con porosidad de 0.45µm, estos filtros se secaron a temperatura ambiente y luego se cortó un área del tamaño de un cubreobjeto para cada una de las cinco muestras por sitio. Los pedazos de filtro fueron colocados en un portaobjeto y luego fueron observados en un microscopio óptico a un aumento de 40X. En cada pedazo de papel filtro se realizaban diez transectos en el campo óptico, en los cuales los taxones se identificaban las algas a nivel de género de ser posible con la guía de Tomas (1997) y se contabilizaba la cantidad por género por toda la muestra, con lo cual se cubrió un 7% del área del papel filtro aproximadamente.

Análisis estadístico

Para el análisis se hizo un listado de los taxones con la cantidad de sus individuos, contabilizados en las muestras analizadas. Con una curva de rarefacción se comparó la diversidad (en términos de riqueza de taxones esperados) para los tres sitios. Se realizaron análisis bajo el índice de similitud de Bray-Curtis (Clarke & Warwick, 2001), recomendado para análisis de parámetros bióticos. Se hizo un Análisis de Conglomerados y un Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS), para ver la composición del fitoplancton entre los sitios; esto se corroboró con un Análisis de Similitudes (ANOSIM) (Clarke 1993), en el cual el coeficiente R indica el porcentaje de diferencia entre los sitios. Se realizó una prueba de Porcentajes de Similitud (SIMPER) para ver cuales géneros contribuyen más en marcar las diferencias entre sitios. Finalmente, se realizó un Análisis de Conglomerados de los taxones por el índice de Pearson y el método de unión simple para ver comportamientos similares de distribución de estos. Todos los análisis estadísticos se realizaron en PAST 3.x.

Resultados

Dentro de los tres sitios muestreados, la profundidad fue de 1.87 metros para Isla Pelicano, 2.70 para el muelle y 7.30 en la entrada de la bahía (Cuadro 1). En cuanto a los factores físico-químicos, no presentaron gran variación entre los tres sitios, pues en todos el porcentaje de salinidad fue de un 36%, así como la temperatura se mantuvo entre 29.8 a 30.7°C y el oxígeno disuelto, presentando el valor más bajo para el muelle (5.39 mg/L) y el mayor para Isla Pelicano (5.60 mg/L) (Cuadro 1).

En total para el estudio se contabilizaron 1575 individuos, pertenecientes a 39 géneros y el grupo de cianobacterias. Entre diatomeas y dinoflagelados, las primeras presentaron mayor riqueza con 30 géneros, siendo *Navicula* el género de diatomea más encontrado dentro de las muestras en los tres sitios con un total de 239 conteos, seguido del dinoflagelado, *Prorocentrum* con 189 (Cuadro 2). Dentro de los sitios, el que presenta mayor riqueza de géneros es Isla Pelicano, con 33 géneros, seguido de la entrada a

la bahía con 25 y por último el muelle con 21 (Cuadro 2). La curva de rarefacción (Figura 2), refleja que el sitio que presenta mayor diversidad en cuanto a la riqueza de géneros fue el Islote, seguido del muelle y por último la entrada de la bahía.

Composición del fitoplancton

De acuerdo con el Análisis de Conglomerados, se observa que las cinco muestras de la entrada de la bahía, se agrupan entre sí de acuerdo a la composición de géneros encontradas en el sitio. Para las muestras de los sitios Isla Pelicano, estos se agrupan entre sí, con excepción de la muestra I3. Para el muelle, todas las muestras se agrupan, menos la muestra 3b (Figura 3). Una agrupación similar se encontró con el Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS). Las muestras de la entrada de la bahía son las más similares en cuanto a la composición de géneros, especialmente las muestras A1, A2 y A3. Las muestras de la Isla Pelicano y muelle, comparten cierta similitud en la composición de géneros; ya que tres de las muestras del muelle (M2, M3 y M4) comparten varios Géneros con una de las muestras de Isla Pelicano (I3). En este sentido las muestras de isla Pelicano son las que presentaron composición más variable comparada con los demás sitios (Figura 4). Siguiendo la dimensión 1 del MDS, de valores negativos a positivos, se puede ver la ubicación de las muestras de fitoplancton de acuerdo a un gradiente de la parte más expuesta de la bahía, al islote en la parte más protegida.

Con el análisis de similitudes (ANOSIM) se encontró que la diferencia en composición del fitoplancton entre sitios fue de un 57% ($R: 0.57, p < 0.001$). Los porcentajes de similitud (SIMPER) muestra que las especies que están contribuyendo más a las diferencias entre sitios son *Gymnodinium*, *Gyrosigma*, *Navicula*, *Prorocentrum*, *Hemiaulus* y *Chaetoceros* (Cuadro 2).

Los géneros más encontrados en la entrada de la bahía fueron el dinoflagelado *Gymnodinium* con 174 conteos (se aparta del resto en el dendrograma de la Figura 5), seguido por *Prorocentrum* con 78 y la diatomea *Navicula* con 37. Así, el par de *Gyrosigma* y *Navicula* también contaron con gran similitud entre ellas pero se diferencian de resto de taxones en el dendrograma y se encontraron más en Isla Pelicano. De igual forma para *Prorocentrum*, el cual fue menos común en isla Pelicano (Figura 5). En el caso del muelle los géneros más encontrados fueron *Prorocentrum* con un total de 91, *Navicula* con 84 y *Chaetoceros* con 49 (Cuadro 2). Finalmente *Hemiaulus* tuvo conteos muy similares en los tres sitios y *Surirella* estuvo ausente en la entrada de la bahía (Cuadro 2, Figura 5).

El conglomerado que juntan el resto de taxones, se divide en tres subgrupos. Uno compuesto (A) por *Ceratium*, *Dinophysis*, *Rhizosolenia*, *Lioloma* fueron poco frecuentes en Isla Pelicano y dentro de este mismo grupo *Pseudonitzschia*, *Guinardia*, *Thalassiosira* y *Eucampia* solo son comunes en el Muelle. Otro subgrupo (B) compuesto por *Cocconeis*, *Gammatophora*, *Odontella*, *Pleurosigma* y *Thalassionema*, aparecieron en Isla Pelicano y ausentes o casi ausentes en los otros sitios. El resto (C) son en su mayoría géneros poco comunes, principalmente hallados en isla Pelicano (Figura 5).

Discusión

Como los factores físico-químicos de los sitios fueron similares, no se utilizaron para analizar las diferencias o similitudes en la composición de las algas entre los sitios a diferencia de los análisis que se hicieron en Beita-Jiménez (2012), quienes si tomaron en cuenta estos factores para el análisis de los géneros. De acuerdo a Fiedler (1994), la composición de fitoplancton puede variar de acuerdo a los años por fenómenos como El Niño, fenómeno que provoca cambios de temperatura que reducen la cantidad de nutrientes y en general la producción primaria en la superficie, este fenómeno que cada vez es más frecuente de acuerdo al cambio climático, puede además ocasionar trastornos en las redes tróficas marinas y de aguas dulces, incluyendo la composición de especies en determinado lugar (Cochrane et al. 2012). El fenómeno del niño podría ser una causa del cambio entre los factores físicoquímicos encontrados por Beita-Jiménez (2012) en comparación al presente estudio pues en la época de muestreo del estudio de Beita-Jiménez (2012), no fue en época del niño, sino por el contrario, la niña estuvo en las costas hasta febrero de ese año y el fenómeno del niño dio inicio a partir de octubre 2012 (Brenes & Bonilla 2012).

El presente estudio presentó mayor cantidad de individuos y más géneros que los identificados por Beita-Jiménez (2012) en la Bahía de Golfito. Esta diferencia puede deberse a los sitios muestreados que para este autor, hubo mayor variación en el oxígeno disuelto en los sitios en comparación a este estudio y anteriormente ya se ha comprobado que los factores físico químicos son determinantes para la distribución del fitoplancton.

De acuerdo a Morales (2011) hay 60 especies de microalgas para el Golfo Dulce, de las cuales en el presente estudio se encontraron 40 géneros de algas para la bahía, que en caso de haber identificado a nivel de especie podría alcanzar la cantidad de especies ya reportadas. De los 40 géneros encontrados, la mayoría estaban más asociados a ambientes marinos (Umaña com.pers. 2015), sin embargo, algunos, se asociaron con ambientes de agua dulce, como es el caso de *Navicula*, el cual fue el género más encontrado en Isla Pelicano, esto puede deberse a la desembocadura de los ríos provenientes de la Purruja y Estero Mayor y podrían estar contribuyendo al patrón de distribución de taxones en esa zona. Lo mismo sucede con *Gyrosigma* encontrado más en Isla Pelicano y en el muelle, este último sitio puede ser también influenciado por la descarga de los ríos la Cañaza y la Lechería. *Gyrosigma* no se encontró para la entrada de la bahía, donde se dio la poca presencia de los géneros asociados a agua dulce. El dinoflagelado *Prorocentrum* (el tercer más encontrado en la suma total), se presentó en mayor cantidad en la entrada a la bahía y es típico de agua marina y salobre de acuerdo a Tango *et al.* (2004), quienes realizaron un trabajo con la toxicidad producida por este dinoflagelado. Así en la entrada de la bahía hubo mayor presencia de especies de fitoplancton marino. En ese sentido, Quiros (2003), menciona que existe una buena circulación en esta bahía, pues está ubicada cerca de sitios donde desembocan los ríos y por esa razón al interior no hay tanta deposición de nutrientes u organismos que se encuentran en las desembocaduras. Para futuros estudios y monitoreos es importante prestar atención a la cantidad de individuos de *Prorocentrum*, ya que de acuerdo a Freer & Vargas-Montero (2003), es una especie causante de los FANs (Afloramientos Algales Masivos o mareas rojas).

En el análisis de conglomerados se notó la agrupación de las muestras de la entrada de la bahía, aparte de Isla Pelicano y el muelle, esto puede deberse a que de acuerdo a Silva & Acuña-González (2006), la bahía está bien dividida en la zona externa y la interna, similar a otros golfos o estuarios. Como se mencionó antes, los sitios interiores tienen fuerte influencia de agua dulce por lo que presentaron más similitudes en la composición de géneros. Los géneros *Navicula*, *Gymnodinium* y *Prorocentrum* que más contribuyeron a la diferencia de composición entre los sitios, en donde los géneros de dinoflagelados *Gymnodinium* y *Prorocentrum*, son más marinos y se encontraron mayormente en la entrada de la bahía (Umaña, com. pers.).

De acuerdo a Fiedler (1994) y Silva & Acuña-González (2006), los nutrimentos, nitratos, nitritos, amonio, fosfato, silicato y concentración de clorofila, son otros factores que pueden determinar la composición de microalgas en el océano, sin embargo, no se tomaron en cuenta para el presente estudio, pero son esenciales pues de acuerdo a Morales (2011), la diversidad en la bahía es amenazada por actividades agrícolas, deforestación, sedimentos y diferentes tipos de contaminación costera, así como por el desarrollo de diversos proyectos. La cercanía de la Isla Pelicano y el muelle a las comunidades de la Bahía de Golfito, podría estar afectando la composición de microalgas en esos sitios por la contaminación que puede llegar a través de los ríos y así limitar o proliferar la cantidad de individuos de algunos géneros de microalgas, por lo que a futuro, sería importante evaluar la función de estos organismos como indicadores de contaminación del ecosistema.

Agradecimientos

Agradecemos a todos los compañeros del Curso Biología de Campo 2015 por la toma de datos e identificación de los géneros de fitoplancton. A Gerardo Umaña por el apoyo y asesoría en el estudio, a José Ignacio Abarca, Bernardo Valenzuela y Luis Girón por su contribución en el análisis estadístico; a

Katherine Bonilla y Francesca Protti por su apoyo en la presentación previa del estudio. A Jeffrey Sibaja por sus comentarios y asesoría en el análisis estadístico que contribuyeron al estudio. Finalmente a Federico Bolaños, Luis Sandoval y Juan José Alvarado por sus aportes para mejorar el estudio.

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 (2), 43-50.
- Beita-Jiménez, A. 2012. Fitoplancton de la bahía Golfito: diversidad y distribución según variables físicoquímicas. En: E. Chacón, F. Bolaños y Lobo, J. (Ed). *Biología de campo 2012*, (pp 71 – 78).
- Brenes, A. & Bonilla A. 2012. La Niña 2010-2012, Estudio de caso Costa Rica. Global Assessment Report on Disaster risk reduction, GAR 2013. Recuperado el 3 de septiembre de 2015 en <http://www.preventionweb.net/>.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117-143.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation* (2° ed) PRIMER-E Methods Manual. Plymouth.
- Cochrane, K., De Young, C., Soto, D. and T. Bahri (EdsP.). 2012. Consecuencias del cambio climático para la pesca y la acuicultura. Organización de las Naciones Unidas para la alimentación y la agricultura (FAO). . Recuperado el 1° de septiembre de 2015 en fao.org.
- Fiedler, P. C. 1994. Seasonal and interannual variability of coastal zone color scanner phytoplankton pigments and wind in the Eastern tropical Pacific. *Journal of Geophysical research*, 99, 18371-18384.
- 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.
- Morales-Ramírez, A., Vargas-Montero, M. & Freer, E. 2005. HAB's in Golfo Dulce, Costa Rica: a unique fjord – like embayment on the eastern tropical Pacif. Abstract. Open Science Meeting on HBBs in Fjords and coastal embayments. *The Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms Program*: 26-29.
- 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. & J. Cortés. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado del conocimiento y perspectivas de manejo. *Revista de Biología Tropical* 54 (1), 101-145.
- Quirós, G. 2003. Circulación del Golfo Dulce: un fiordo tropical. *Tópicos Meteorológicos Oceanográficos* 10 (2), 75-83.
- Tango, P.J., Magnien, R., Butler, W., Lockett, C., Luckenbach, N., Lacouture, R. & C. Poukish. 2004. Impacts and potential effects due to *Prorocentrum* minimum blooms in Chesapeake Bay. Elsevier (4) 525-531.
- Tomas, C.R. (Ed.). 1997. *Identifying marine phytoplankton*. Academic Press, San Diego, California. 858 p.

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 (3), 1-238.

CUADRO 1

Factores físico químicos en los tres sitios de muestreo para fitoplancton (Isla Pelicano, entrada a la bahía y muelle) en la Bahía de Golfito. Enero, 2015.

Sitio	Profundidad del disco Secchi (m)	Salinidad (%)	Temperatura (°C)	O2 disuelto (mg/L)
Isla Pelicano	1.87	36	30.7	5.60
Muelle	2.70	36	30.1	5.39
Entrada de la bahía	7.30	36	29.8	5.44

CUADRO 2

Listado de taxones y cantidad de individuos por sitio de muestreo (entrada bahía, Isla Pelicano y muelle) con promedio de disimilitud (Bray-Curtis) y % de contribución al cambio entre sitios en la Bahía de Golfito, 2015.

Taxones	Total	Entrada bahía	Isla Pelicano	Muelle	Promedio disimilitud	Contribución (%)
<i>Navicula</i>	239	37	118	84	7.33	9.67
<i>Prorocentrum</i>	189	78	20	91	7.07	9.32
<i>Gymnodinium</i>	184	174	1	9	11.95	15.75
<i>Gyrosigma</i>	155	-	113	42	7.51	9.90
<i>Hemiaulus</i>	81	27	24	30	3.53	4.65
<i>Chaetoceros</i>	75	23	3	49	3.38	4.45
<i>Dinophysis</i>	64	30	9	25	2.69	3.54
<i>Ceratium</i>	60	31	2	27	2.73	3.60

<i>Lioloma</i>	44	23	4	17	2.09	2.75
<i>Surirella</i>	44	-	23	21	2.16	2.85
<i>Guinardia</i>	39	4	4	31	2.03	2.68
<i>Pleurosigma</i>	38	-	37	1	2.61	3.44
<i>Coscinodiscus</i>	36	34	1	1	2.76	3.64
<i>Pseudonitzschia</i>	34	7	2	25	2.01	2.65
<i>Odontella</i>	33	3	30	-	2.10	2.77
<i>Rhizosolenia</i>	33	13	6	14	1.11	
<i>Cocconeis</i>	30	-	30	-	1.26	1.66
<i>Thalassionema</i>	28	9	19	-	1.40	1.85
<i>Grammatophora</i>	27	-	27	-	1.83	2.42
<i>Eucampia</i>	22	2	1	19	1.13	1.49
<i>Thalassiosira</i>	22	3	2	17	1.35	1.78
Cyanobacterias	14	14	-	-	1.01	1.33
<i>Aemialus</i>	12	12	-	-	0.71	0.93
<i>Gomphonema</i>	11	-	11	-	0.46	0.61
<i>Mastogloia</i>	7	-	6	-	0.51	0.67
<i>Ornithocercus</i>	7	4	3	-	0.38	0.50
<i>Skeletonema</i>	7	-	7	-	0.36	0.48
<i>Glyphodesmus</i>	6	-	1	5	0.29	0.39
<i>Caloneis</i>	5	-	5	-	0.21	0.28
<i>Cerataulina</i>	5	-	5	-	0.33	0.43
<i>Striatella</i>	5	-	5	-	0.39	0.51
<i>Achnanthes</i>	4	3	1	-	0.25	0.33
<i>Phalacroma</i>	4	2	2	-	0.20	0.25
<i>Melosira</i>	3	-	2	1	0.20	0.26
<i>Fragilaria</i>	2	2	-	-	0.19	0.25
<i>Gonyaulax</i>	2	2	-	-	0.12	0.16
<i>Amphora</i>	1	-	1	-	0.04	0.05
<i>Asterionellopsis</i>	1	-	-	1	0.06	0.08
<i>Protoperidinium</i>	1	1	-	-	0.06	0.08
<i>Haslea</i>	1	-	-	1	0.05	0.06
n=40	1575	538	525	511		

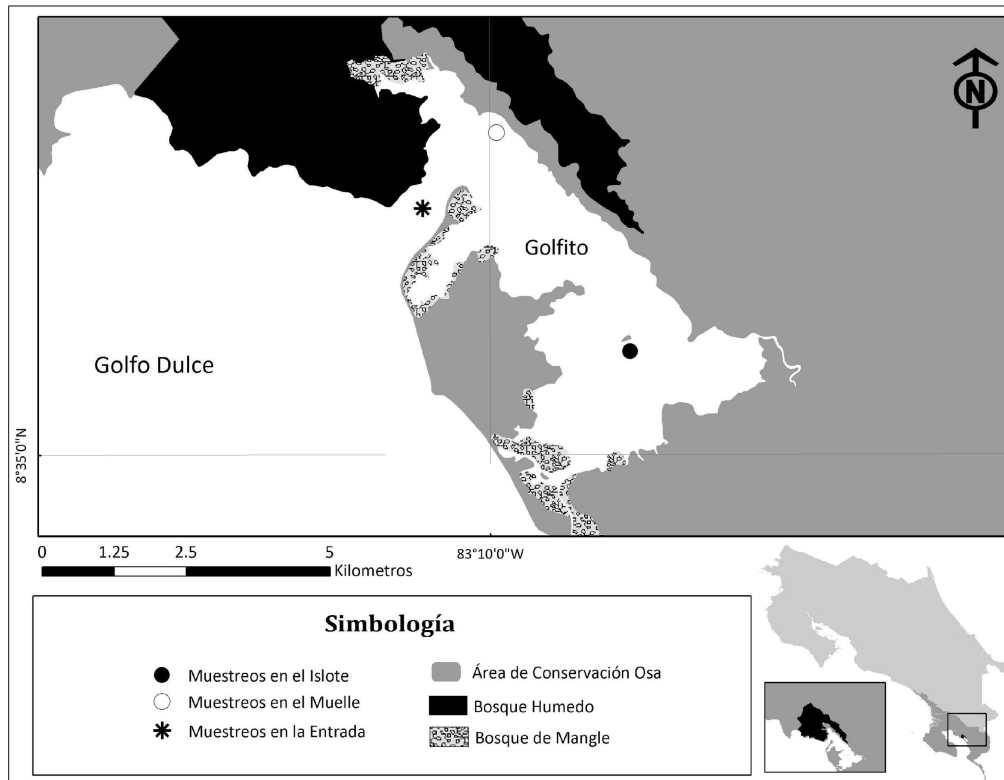


Figura 1. Sitios de muestreo de fitoplancton en la Bahía de Golfito (muelle, entrada a la bahía e Isla Pelicano). Enero, 2015.

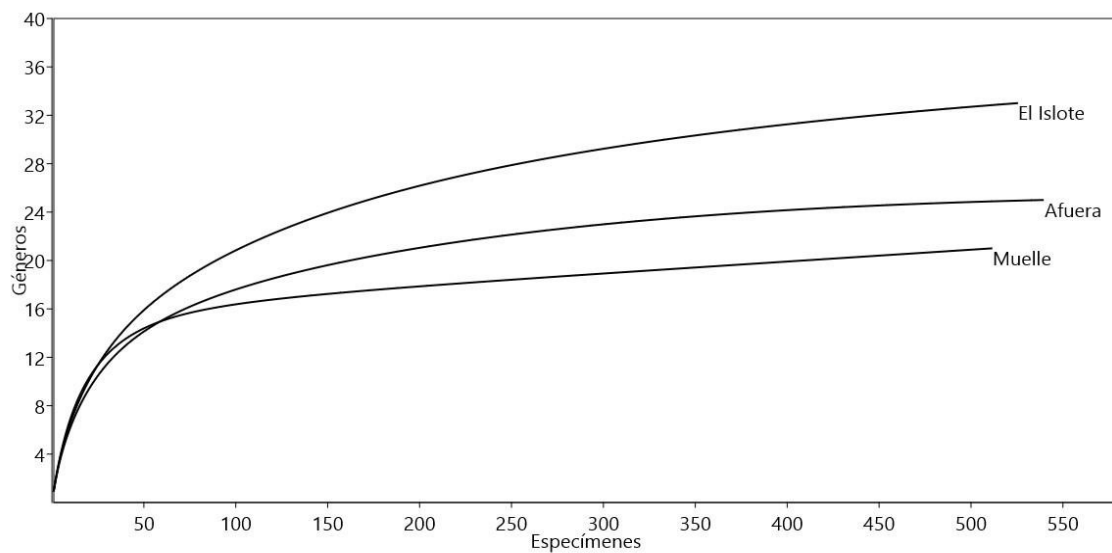


Figura 2. Curva de rarefacción por especímenes mostrando la riqueza de géneros esperada del fitoplancton en tres sitios de la Bahía de Golfito (entrada a la bahía “Afuera”, Isla Pelicano “Islote” y muelle). Enero, 2015.

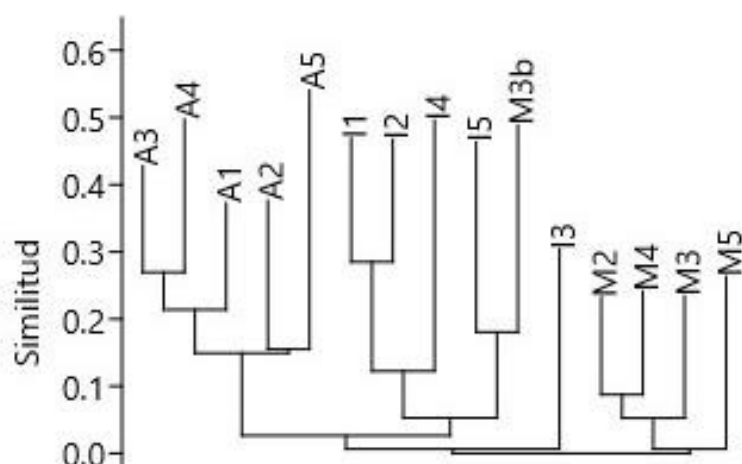


Figura 3. Análisis de conglomerado para la composición de fitoplancton en tres sitios de la Bahía de Golfito (entrada a la bahía sitios con letra A, Isla Pelicano con letra I y muelle con letra M), 2015.

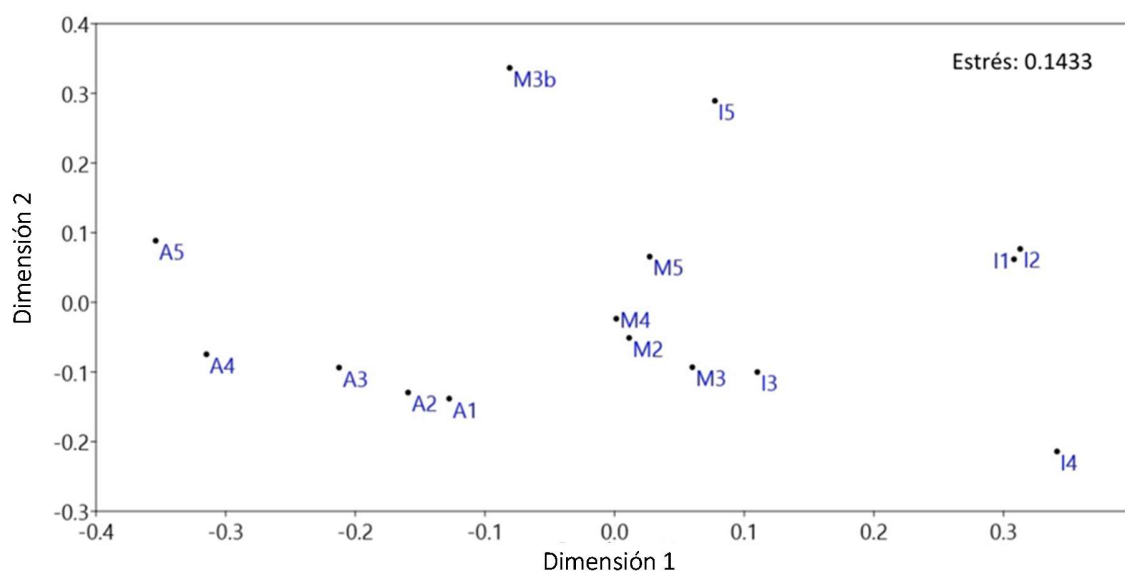


Figura 4. Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) para la composición de fitoplancton en tres sitios de la Bahía de Golfito (entrada a la bahía con letra A, Isla Pelicano con letra I y muelle con letra M), 2015.

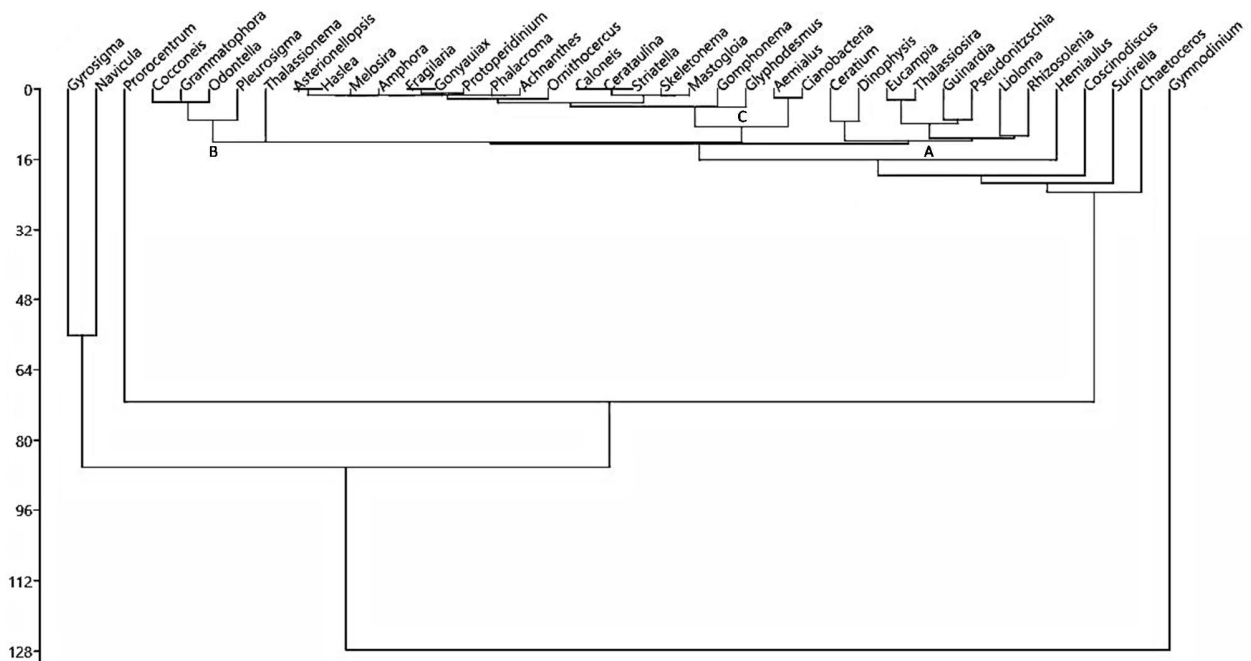


Figura 5. Dendrograma de los taxones de fitoplancton por el índice de Pearson y unión simple en tres sitios de la Bahía de Golfito, 2015. Los subgrupos A, B y C se explican en resultados.

Impacto de la sedimentación y la presencia de tres bioerosionadores en los arrecifes coralinos del Golfo Dulce de Costa Rica*

Bernardo Valenzuela-Benavides¹

¹ Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; bernarjvb@hotmail.com

Coordinador: Juan José Alvarado

Resumen: Los arrecifes coralinos constituyen uno de los ecosistemas biológicamente más ricos del planeta, pero en los últimos años la deforestación y la contaminación producto del aumento en las actividades humanas ha venido mermándolos. Esto debido a que los ríos arrastran consigo más sedimentos y contaminantes que llegan hasta los arrecifes donde se depositan en los corales, provocando bloqueo de la fotosíntesis, proliferación de algas, y blanqueamiento del coral, además de favorecer el aumento del número de animales coralívoros y bioerosionadores. En este estudio se evaluó la morfología arrecifal y la acumulación de sedimentos como potenciadores del aumento en la densidad de algas, de coral blanqueado y de la actividad de animales bioerosionadores en tres arrecifes del Golfo Dulce de Costa Rica, con diferentes grados de protección contra las actividades humanas. Se encontró que el arrecife más aislado estuvo menos influenciado por los sedimentos, pero no así por la proliferación de algas, ni por el blanqueamiento de coral. Además, los bioerosionadores estaban más relacionados con arrecifes dominados por *Porites lobata* y con un grado intermedio de protección a excepción de *Scarus ghobban*.

Palabras clave: bioerosión, sedimentación, pez loro, *Porites*, *Lithophaga*

Los arrecifes de coral se encuentran entre los ecosistemas biológicamente más diversos de la Tierra debido a la gran cantidad de procesos ecológicos, químicos y físicos que en ellos se mantienen (Glynn 1997). Durante muchos años se creyó que en el Golfo Dulce no habían corales y mucho menos arrecifes, debido a su similitud fisiográfica con el Golfo de Nicoya, a la presencia de aguas anóxicas, el impacto del agua dulce y a la circulación restringida que lo caracteriza (Cortés & Murillo 1997). Pero Glynn et al. (1983), hallaron unas pocas pero extensas formaciones arrecifales a lo largo del Pacífico Sur y expusieron la gran importancia científica que estas representan, principalmente porque existen muy pocos arrecifes en el Pacífico Oriental Tropical (Cortés & Murillo 1997).

En los últimos años el golfo dulce a sufrido un aumento en las actividades producto del desarrollo humano, como la agricultura, la ganadería y las actividades extractivas principalmente de madera (González & Herrera 2010). Pero históricamente en la Península de Osa estos modelos de desarrollo no han tenido éxito y más bien han incrementado los índices de pobreza de los habitantes de la zona y los conflictos ambientales (González & Herrera 2010). De este modo, la deforestación, la limpieza de los terrenos y las actividades mineras provocan un aumento en los sedimentos que acarrear los ríos derivando en una mayor sedimentación y carga de nutrientes alrededor de arrecifes que pueden estar situados a cientos de kilómetros de los sitios intervenidos antrópicamente (Glynn 1997).

Uno de los efectos más notables de la acumulación de sedimentos es que pueden alterar los ambientes arrecifales ya que altera el crecimiento y el mantenimiento de esqueleto calcáreo del coral, resultando en un el desequilibrio entre la deposición y la erosión de carbonato (Hutchings 1986). Si se deposita mas sedimento del que el coral puede limpiar, el organismo muere debido a que se pierde la función fotosintética de las zooxantelas simbiotes (Cortés et al. 1984). Este proceso se ve acelerado ya que el coral debe invertir una mayor cantidad de energía para limpiarse, disminuyendo la producción de

* Este informe no fue corregido por el estudiante. Todos los errores y carencias que presente son responsabilidad de quien lo escribe.

cnidocitos para la defensa contra los depredadores (Glynn 1997). Cualquier condición que causa la muerte del tejido del coral aumenta la probabilidad de invasión por barrenadores y herbívoros (Glynn 1997). Lo anterior sumado a los nutrientes depositados por la sedimentación produce que ciertos tipos de bioerosionadores aumenten en número y aceleren los procesos destructivos por erosión (Glynn 1997). Se considera un organismo bioerosionador a cualquier organismo que, a través de sus actividades variadas, erosiona y debilita los esqueletos calcáreos de las especies constructoras de arrecifes (Neumann 1966).

Entre los organismos bioerosionadores más comunes en los arrecifes del Pacífico de Costa Rica se encuentra el bivalvo del género *Lithophaga* (Scott & Risk 1988). Este molusco realiza perforaciones en el esqueleto calcáreo del coral, asentándose en la parte interna de estas y solamente expone hacia el exterior sus sifones para inhalar y exhalar agua, así como filtrar alimento y nutrientes (Scott & Risk 1988; Glynn 1997).

La proliferación de estos moluscos y de las algas es aprovechada por otros bioerosionadores como el pez globo *Arothron meleagris*, el cual fragmenta el coral con sus dientes modificados para depredarlos (Moreno 2009). Otro pez como el pez loro *Scarus ghobban*, el cual se alimenta de las algas de la superficie del esqueleto del coral, por lo que debe rasparlas con su "pico" y en el proceso consumen parte del esqueleto (Glynn 1997). Se les conocen como "grazers" cuando raspan o muerden partes de las colonias al alimentarse; o como "croppers" cuando parten y separan fragmentos de colonias. Los dos últimos consumen el tejido y el esqueleto durante el proceso (Guzmán 1988). Es después de que el coral es depredado que su supervivencia se hace crítica, ya que el tejido que sobrevivió debe tener la capacidad de cicatrizar y reemplazar las áreas dañadas, y así poder continuar con todas las funciones vitales de la colonia (Bak et al. 1977 en Guzmán 1988).

A pesar de esto los bioerosionadores son importantes agentes reguladores de los ciclos de recambio de minerales como el carbonato (Hutchings 1986); son modificadores de la topografía coralina, donde crean grietas, perforaciones irregularidades que pueden ser aprovechados como hábitat o escondites por una gran cantidad de otros organismos en una especie de sucesión ecológica (Glynn 1997); además, intervienen en gran cantidad de otros procesos y relaciones ecológicas entre organismos de todos los reinos y que son necesarios para, e indicativos de una buena salud del ecosistema arrecifal (Glynn 1997).

Dado lo anterior en este estudio se pretende evaluar el impacto que tienen la acumulación de sedimentos y otras coberturas sobre la salud del coral, así como el impacto de los bioerosionadores como *Lithophaga* spp., *A. meleagris* y *S. ghobban* sobre dos especies de coral. Con esto se espera que el coral sano predomine donde el arrecife este más protegido de los sedimentos que traen los ríos desde las áreas aledañas por caminos mal trazados, deforestación o malas prácticas agrícolas, y que pueden degradar y destruir los arrecifes. Del mismo modo se espera que los peces bioerosionadores mencionados sean más frecuentes y tengan un mayor impacto donde el coral está más protegido, ya que estos son indicativos de una buena salud del arrecife. Y finalmente se predice que un arrecife más irregular morfológicamente será indicativo de una mayor cantidad de bioerosionadores al permitir una mayor cantidad de escondites y microhábitats disponibles.

Materiales y métodos

El estudio fue realizado del 22 al 24 de enero del 2015, en tres arrecifes del Golfo Dulce ubicado en el Pacífico Sur de Costa Rica. El primer día se trabajó en el arrecife de Sándalo (08° 34' 42.4" N, 83° 21' 28.0" O), el cual se puede considerar como el sitio que cuenta con la menor protección, ya que está rodeado por zonas de explotación agrícola y ganaderas y por estar cercano a la desembocadura del río Tigre. En el segundo día se trabajó en el arrecife de Islotes (08° 43' 46.7" N, 83° 23' 16.5" O), este se consideró como de mediana protección ya que a pesar de que esta cercano a la desembocadura del río Esquinas, está bordeado por la Reserva Forestal del Golfo Dulce. En el último día se trabajó en el arrecife de Nicuesa (08° 39' 08.8" N, 83° 16' 38.5" O), el cual se consideró como el de mayor protección ya que se encuentra en zona marítima rodeada por el Parque Nacional Piedras Blancas y la Reserva Nacional de

Vida Silvestre Golfito, aislada por acantilados y sin la influencia de algún río. Cada día se arribó al arrecife alrededor de las 10 de la mañana durante la baja de la marea y se trabajó entre 2 y 3 horas.

En cada arrecife se trazaron seis transectos de 20 m paralelos a la línea costera y separados a no menos de 5 m entre sí. Seguidamente, se desplegó en línea recta una cadena de 10 m de longitud desde el inicio del transecto, delineando el relieve del arrecife hasta donde esta acabara. En este punto se anotó la longitud hasta la cual llegó la cadena y con ello se calculó que tan heterogéneo morfológicamente es el arrecife, esto mediante un índice de rugosidad ($IR=1-[distancia\ final\ de\ la\ cadena/10]$). Los valores más cercanos a 1 indican arrecifes más irregulares y al mismo tiempo dará un indicio de una mayor disponibilidad de escondites para los peces bioerosionadores.

Del mismo modo, desde el inicio del transecto se colocó una cuadrícula de 50 cm de lado dividida en subcuadrículas de 10 cm de lado. Del área delimitada por la cuadrícula, se estimó que porcentaje de estaba cubierto por coral (*Porites lobata* o *Psammocora stellata*), por arena, por algas o blanqueado, esto con el fin de observar el grado de sedimentación y de cobertura que podrían estar afectando las relaciones ecológicas normales del arrecife. Además, para calcular el daño producido por los bioerosionadores se contaron la cantidad de marcas producidas por el bivalvo *Lithophaga* spp., reconocidas por su forma de ocho; las marcas producidas por *Arothron meleagris*, reconocidas por que lucen como fracturas en el coral; y las marcas producidas por *Scarus ghobban*, las cuales se reconocen porque lucen como raspones en la superficie del coral. La cuadrícula se iba volteando sobre su lado superior hasta llegar a los 20m y las mediciones anteriores se tomaban solo en cuadrículas impares obviando las pares. De este modo, se midieron un total de veinte cuadrículas por transecto.

El daño causado por *Lithophaga* spp. sobre *P. lobata* fue medido de manera alternativa analizando quince fotos de *P. lobata* tomadas en cada arrecife, en la que se observaran al menos 2x2 subcuadrículas cubriendo el coral, así se calculó cuanto del área observada del coral fue destruida por el bivalvo. Para esto se utilizó el programa de análisis gráfico ImageJ. Los datos de este estudio fueron analizados mediante pruebas de medianas.

Resultados

En primera instancia, no se pudo comprobar que la rugosidad de los tres arrecifes fuese lo suficientemente variable entre los mismos ($KW= 4,713$; $gl=2$; $p= 0,094$; Figura1). Esto a pesar de que, si se encontró una cobertura diferente de *P. lobata* ($KW= 7,24$; $gl=2$; $p< 0,001$; Figura2) en cada uno de los arrecifes. En el arrecife de Islotes, se muestra una cobertura de *P. lobata* mucho mayor que los otros dos (MW ; $p>0.001$; Figura2), mientras que en Nicuesa, *P. stellata* domina la estructura del arrecife cubriendo una gran área de este, en comparación con los otros dos sitios en los que no estuvo presente (Figura3).

En cuanto a los sedimentos acumulados en los arrecifes, se pudo comprobar que en Nicuesa, el sitio más protegido, se dio una menor área cubierta por arena ($KW= 91,49$; $gl=2$; $p< 0,001$; Figura 4) en comparación a los otros dos sitios (MW ; $p<0.001$; Figura 4). El área cubierta por algas también varió entre los arrecifes ($KW= 107,6$; $gl=2$; $p< 0,001$; Figura5) pero no fue en el sitio más protegido en donde se observó el menor afloramiento, si no que este se dio en Islotes (MW ; $p<0.001$; Figura5), el arrecife de mediana protección. Contrario a lo esperado, el único arrecife donde se observó coral blanqueado fue en Nicuesa (Figura6), a pesar de ser el más protegido.

Las marcas que indican la presencia del bioerosionador *Lithophaga* spp. fueron mucho más abundantes en el área de coral estudiada en Islotes que en los otros dos arrecifes ($KW= 4,221$; $gl=2$; $p<0,001$; Figura7) (MW ; $p<0.05$). Lo mismo ocurrió con *A. meleagris*, cuya densidad de marcas fue mayor en Islotes que en los otros dos arrecifes ($KW= 0.577$; $gl=2$; $p< 0,05$; Figura 8) (MW ; $p>0.05$), de los cuales en Sándalo no se observó ninguna marca. Sin embargo en el caso de *S. ghobban*, se observaron sus marcas en los tres sitios pero no se pudo comprobar que variaran considerablemente entre los mismos ($KW= 0,066$; $gl=2$; $p= 0,066$ Figura9).

El área de *P. lobata* destruida por *Lithophaga* spp. fue similar en los tres sitios (KW= 1,115; gl=2; p= 0,572; Figura 10). Aunque se observa una pequeña tendencia donde a mayor protección del arrecife menor destrucción por el bivalvo, esta no pudo ser comprobada por este estudio.

Discusión

Pese a que no se encontró diferencia en las medianas de heterogeneidad morfológica entre los arrecifes estudiados, en dos de ellos predomina *P. lobata* y solo en Nicuesa el arrecife es en su mayoría conformado por *P. stellata*. La formación de arrecifes de *P. stellata* es guiada por un crecimiento lateral ramificado en un plano principal de dos dimensiones, por lo que estos son más llanos y sencillos morfológicamente (Jiménez & Cortés 2003), lo observado a nivel de transecto indica que cuando había *P. stellata*. Esto en comparación con *P. lobata* el cual tiene un crecimiento más tridimensional donde la tasa de crecimiento hacia arriba es mayor que la lateral, formando colonias masivas (Lough & Barnes 2000), lo que ocurrió en cada sitio cuando había esta especie. Esta técnica es simple, de bajo costo, y captura la esencia de la rugosidad en una razón matemática simple; pero tiene la desventaja de que las cadenas se enredan fácilmente con organismos de los arrecifes y el sustrato, por lo que la relación matemática se vuelve un descriptor preciso de la complejidad estructural solo en un pequeño rango de escalas (Dustan et al. 2013). Dustan y colaboradores (2013) proponen una técnica novedosa llamada Digital Reef Rugosity, la cual utiliza un medidor de nivel de agua autónomo que permite al buzo caracterizar rápida y precisamente la rugosidad a escala de milímetros incluso en transectos medidos en metros.

En este estudio se observó que la cantidad de sedimentos como la arena fue considerablemente inferior en el sitio más aislado de cualquier efecto causado por el arrastre de sedimentos producto de las actividades humanas. La baja presencia de sedimento es normalmente interpretada como algo beneficioso para el coral pues así no se alteran las funciones fotosintéticas básicas de las zooxantelas (Cortés et al. 1984). Por la razón anterior, es que en sitios como Sándalo e Islotes, los cuales están influenciados por la desembocadura de los ríos cercanos y sus sedimentos, estuvo ausente la especie de crecimiento lateral *P. stellata*, ya que estarían muy propensos a quedar enterrados bajo los sedimentos.

A pesar de que la sedimentación se sigue considerando como una causa mayor de la degradación del coral a nivel mundial (Ginsburg 1994), existen numerosos ejemplos de estudios donde el impacto de grandes cantidades de sedimentos en los arrecifes es mínimo (Glynn & Stewart 1973). Del mismo modo también se encuentran casos donde el coral puede responder ante el intenso daño causado por los sedimentos y recuperarse rápidamente (McClanahan & Obura 1997). Entonces se podría deducir que debido a la complejidad de los arrecifes y los numerosos factores que afectan el crecimiento y la supervivencia de los corales, no es necesariamente válido comparar dos o más zonas y concluir que las diferencias observadas en coral composición de la comunidad se deben a diferentes las tasas de sedimentación (Rogers 1990).

La proliferación de algas también está muy relacionada con la acumulación de sedimentos, principalmente por los nutrientes que estos traen (Glynn 1997). En Sándalo se observó la mayor cantidad de cobertura algal lo que coincide con el hecho de que está ubicado cerca de la desembocadura de un río que atraviesa zonas de gran actividad agrícola y ganadera trayendo consigo parte de los productos de desecho de estas actividades y que pueden enriquecer aun más el sedimento que se acumula en el coral (Glynn 1997). Sin embargo en Nicuesa se esperaba que tuviera la menor cobertura de algas de entre los tres arrecifes, pero no fue así. Esto puede deberse a que numerosos grupo de algas como los tapetes de filamentosas están asociadas con los arrecifes coralinos mas prístinos e intervienen en gran medida en su alta productividad (Klumpp and McKinnon 1989). Estas algas pueden actuar como pequeñas trampas para sedimentos y nutrientes que pueden permitir el crecimiento progresivo de otras macroalgas en una especie de sucesión ecológica (Nugues & Roberts 2003). Por lo que estas condiciones podrían estarse reflejando en un arrecife bien conservado, como el de Nicuesa, favoreciendo la formación de estos tapetes de algas que son señal de buena productividad primaria y salud arrecifal.

Contrario a lo anterior, en Nicuesa fue el único arrecife donde se observó blanqueamiento del coral. El proceso de expulsión de las zooxantelas, y que causa el blanqueamiento del coral, se da cuando el coral se encuentra bajo algún tipo de presión ambiental como la turbidez del agua causada por los sedimentos o la acumulación de los mismos sobre el tejido vivo del coral (Cortés et al. 1984). Pero esta no es la única presión ambiental que la causa, la presencia de agua dulce en un arrecife (Goreau 1964 en Cortés et al. 1984), temperatura alta (Jaap 1979 en Cortés et al. 1984), o el ataque de patógenos (Garret y Ducklow 1975 en Cortés et al. 1984) son variables que también pueden causar su blanqueamiento. En estos casos, sólo algunos corales de la comunidad pierden parte de sus pigmentos (Cortés et al. 1984). Por lo tanto no es de extrañar que en un arrecife con baja cantidad de sedimentos como Nicuesa, se estén dando casos de blanqueamiento de coral.

Se ha observado que los arrecifes de *P. lobata* del Pacífico de Costa Rica están fuertemente infestados por los mitílidos infaunales del género *Lithophaga* (Scott & Risk 1988). El coral *P. lobata* es el mayor componente del arrecife Islotes y el que se encuentra en menor proporción en Nicuesa, por eso no es de extrañar que en el primero se hallasen mucho mas densidad de marcas del bivalvo perforador.

Uno de los peces bioerosionadores mas relacionados con *Lithophaga* spp. es *A. meleagris* ya que se ha observado al pez fragmentando colonias de *Porites* cuando busca al bivalvo para su alimentación. El daño que causa el pez al coral es considerable, ya que produce grandes heridas, que el coral debe regenerar (Guzmán 1988). Este tipo de alimentación podría relacionarlo estrechamente también con el coral *P. lobata*, ya que pareciera ser responsables de la dispersión del coral vía fragmentación, pudiendo ser esta una de las causas principales de su alta abundancia en estos arrecifes (Guzmán 1988). Esto coincide con el hecho de que se encontraron mayor densidad de marcas de la alimentación de *A. meleagris* en Islotes, el arrecife donde se observó la mayor densidad de *P. lobata* y *Lithophaga* spp. Los peces que consumen de alguna forma el coral, como los peces cirujanos (Acanthuridae), peces loro (Scaridae) y peces globo (Tetraodontidae, Canthigasteridae) son componentes conspicuos de un arrecife saludable (Cole et al 2008). Estos peces cumplen con un rol ecológico dual, donde además de ser depredadores de coral también moldean y consolidan su estructura a travez de la bioerosión (Cole et al 2008). Por esta razón esperábamos encontrar una mayor densidad de las marcas de actividad de forrajeo de estos peces en los arrecifes mas protegidos como Nicuesa e Islotes, pero esto solo se cumplió en el caso de *A. meleagris*.

En el caso de *S. ghobban*, se encontraron muy pocas marcas de forrajeo en Nicuesa y en Islotes y contrario a lo esperado donde hubo una mayor densidad de estas fue en Sándalo. Esto puede ser debido a la gran tolerancia que tienen los peces loros del género *Scarus* a los ambientes con alto nivel de sedimentación que podrían encontrar en un arrecife como Sándalo. *Scarus* spp. pueden seguir alimentándose bajo estas condiciones aun cuando la gran mayoría de los otros peces herbívoros y detritívoros han cesado (Bellwood & Fulton 2008). Esto se debe a que los carbonatos interfieren con la digestión debido a que actúan como buffer de los ácidos estomacales de los peces, afectando principalmente a aquellos que tienen estómagos ácidos como los de la familia Acanthuridae (Bellwood & Fulton 2008). Pero estos no influye de manera considerable en los peces loro pues estos carecen de un estomago pero poseen un aparato faríngeo altamente modificado que puede triturar la comida con altas cargas sedimentarias (Bellwood 1996).

Agradecimientos

A todos los compañeros del grupo quienes tomaron los datos y colaboraron en su análisis. A Jeffrey Sibaja por su colaboración en el trabajo de campo. A Federico Bolaños por estar siempre al tanto de nuestro transporte y el de los materiales. A Juan José Alvarado por su colaboración en el planteamiento del proyecto, el trabajo de campo y su ayuda con el análisis de los datos. Además por mostrarnos un área de la biología diferente al que acostumbramos y sumamente interesante.

Bibliografía

- Bellwood, D. R. (1996). Production and reworking of sediment by parrotfishes (family Scaridae), on the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Biology*, 125, 795–800.
- Bellwood, D.R. & Fulton, C. J.. (2008). Sediment-mediated suppression of herbivory on coral reefs: Decreasing resilience to rising sea levels and climate change? *Limnology and Oceanography*, 53, 2695–2701.
- Cole, A. J., Pratchett, M. S. & Jones, G. P. (2008). Diversity and functional importance of coral-feeding fishes on tropical coral reefs. *Fish and Fisheries*, 9, 286–307.
- Cortés, J., Murillo, M. Guzmán, H. & Acuña, J. (1984). Pérdida de zooxantelas y muerte de corales y otros organismos arrecifales en el Caribe y Pacífico de Costa Rica. *Revista Biología Tropical*, 32, 227–231.
- Cortés, J. N. & Murillo, M. M. (1997). Comunidades coralinas y arrecifes del Pacífico de Costa Rica. *Revista Biología Tropical*, 45, 623–625.
- Dustan, P., Doherty, O. & Pardedes, S. (2013). Digital reef rugosity estimates coralreef habitat complexity. *PloS one*, 8, e57386.
- Ginsburg, R.N. (1994). *Proceedings of the colloquium on global aspects of coral reefs: health, hazards, and history*. Miami, USA: University of Miami.
- Glynn, P.W. & Stewart, R.H. (1973). Distribution of coral reefs in the Pearl Islands (Gulf of Panama) in relation to thermal conditions. *Limnology and Oceanography*, 18, 367–379.
- Glynn, P.W., Druffel, E.M. & Dunbar, R.B. (1983). A dead Central American coral reef tract : possible link with the little Ice Age. *Journal of Materials Research*. 41, 605–637.
- Glynn, P. W. (1997). Bioerosion and coral-reef growth: a dynamic balance. En: C. Birkeland (ed). *Life and Death of Coral Reefs* (pp. 68–95). New York, USA: Chapman and Hall.
- González, A. & Herrera, P. (2010). *Diagnóstico para la Elaboración de un Plan de Manejo para los Manglares del Golfo Dulce en el Área de Conservación Osa, Costa Rica*. San José, Costa Rica: Fundación Neotrópica “Proyecto para Apoyar el Manejo Sostenible y Conservación de la Biodiversidad de los Manglares en el Canal Gbaga en Benín y el Golfo Dulce en ACOSA, Costa Rica”.
- Guzmán, H. M. (1988). Distribución y abundancia de organismos coralívoros en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Revista Biología Tropical*, 36, 191–207.
- Hutchings, P. A. (1986). Biological destruction of coral reefs. *Coral Reefs*, 4, 239–252.
- Jiménez, C., & Cortés, J. (2003). Growth of seven species of scleractinian corals in an upwelling environment of the eastern Pacific (Golfo de Papagayo, Costa Rica). *Bulletin of marine science*, 72, 187–198.
- Klumpp, D. W. & McKinnon, A. D. (1989). Temporal and spatial patterns in primary production of a coral-reef epilithic algal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 131(1), 1–22.
- Lough, J. M. & Barnes, D. J. (2000). Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 245, 225–243.
- McClanahan, T. R., & Obura, D. (1997). Sedimentation effects on shallow coral communities in Kenya. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 209, 103–122.

- Moreno, X.G., Abitia, L. A. Favila, A. Gutiérrez, F. J. & Palacios, D.S. (2009). Ecología trófica del pez *Arothron meleagris* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) en el arrecife de Los Frailes, Baja California Sur, México. *Revista Biología Tropical*, 57, 113-123.
- Neumann, A. C. (1966). Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, 11, 92- 108.
- Nugues, M. M., & Roberts, C. M. (2003). Coral mortality and interaction with algae in relation to sedimentation. *Coral reefs*, 22, 507-516.
- Risk, M.J. (1972). Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin*, 153.
- Rogers, C. S. (1990). Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. Marine ecology progress series. *Oldendorf*, 62, 185-202.
- Scott, P. J. & Risk, M.J. (1988). The effect of *Lithophaga* (Bivalvia: Mytilidae) boreholes on the strength of the coral *Porites lobata*. *Coral Reefs*, 7, 145-151.

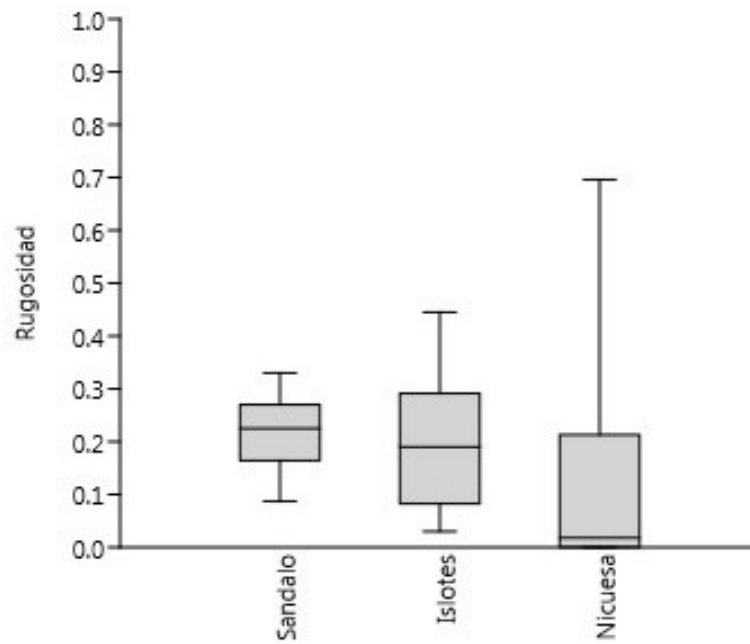


Figura 1. Heterogeneidad morfológica de tres arrecifes coralinos del Golfo Dulce de Costa Rica. Enero, 2015. Basada en el índice de rugosidad donde valores más cercanos al 1 indican una mayor heterogeneidad morfológica del arrecife.

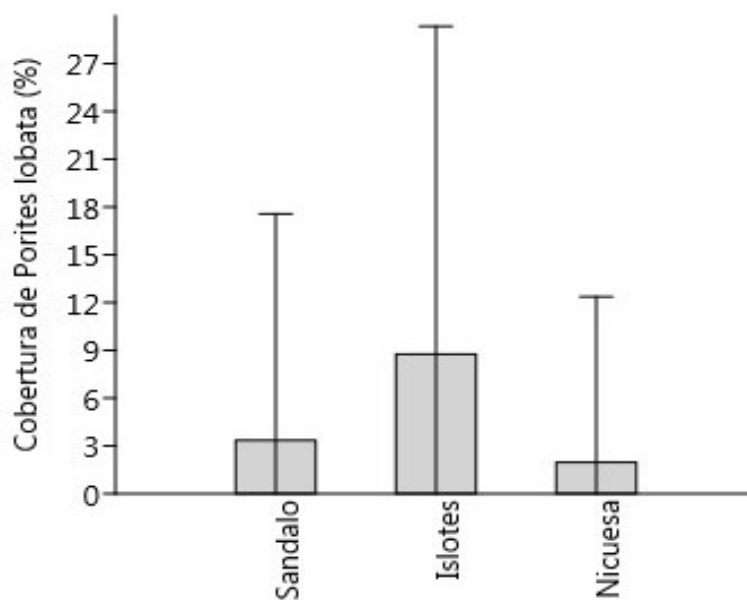


Figura 2. Porcentaje de área cubierta por el coral *Porites lobata*. de tres arrecifes del Golfo Dulce de Costa Rica. Enero, 2015.

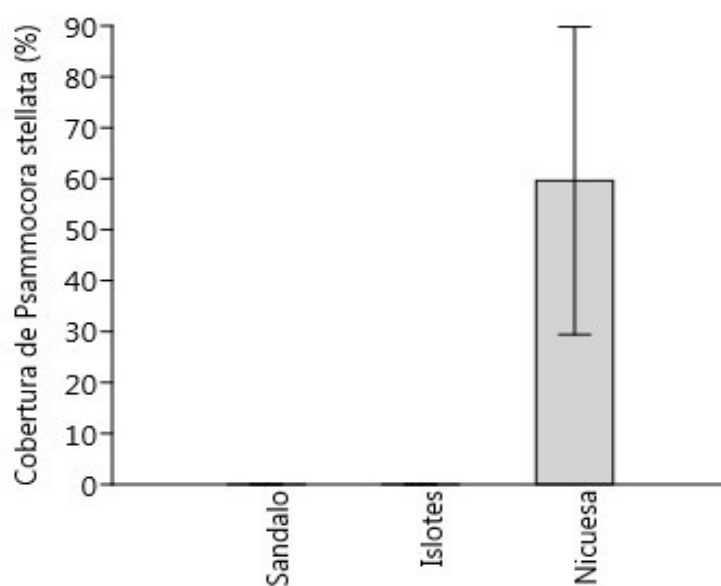


Figura 3. Porcentaje de área estudiada en tres arrecifes del Golfo Dulce de Costa Rica que se encuentra cubierta por el coral *Psammocora stellata*

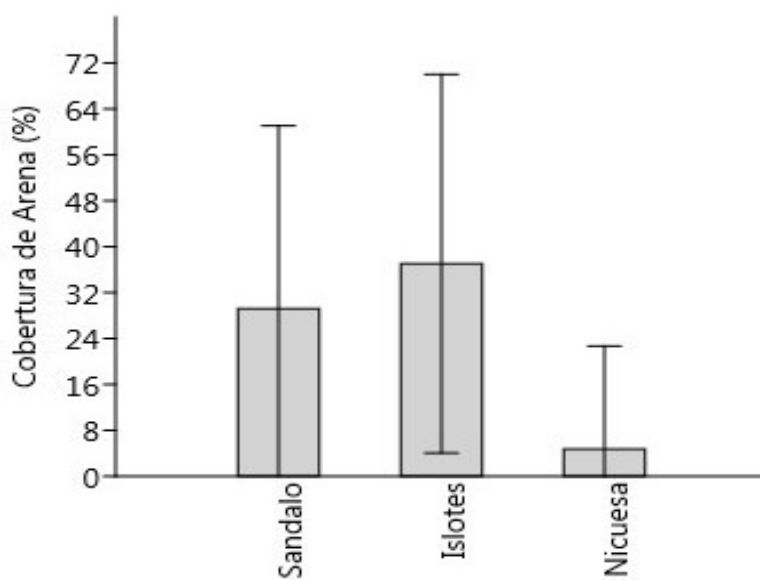


Figura 4. Porcentaje de área estudiada en tres arrecifes del Golfo Dulce de Costa Rica que se encuentra cubierta por arena.

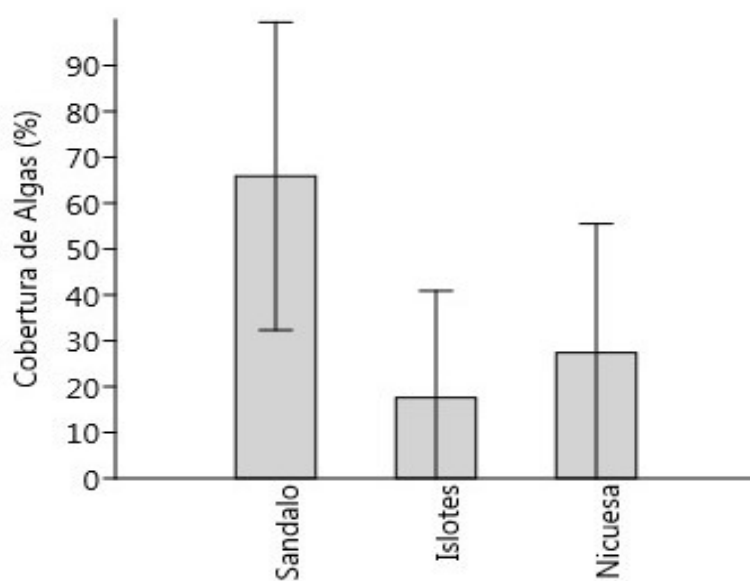


Figura 5. Porcentaje de área estudiada en tres arrecifes del Golfo Dulce de Costa Rica que se encuentra cubierta por algas.

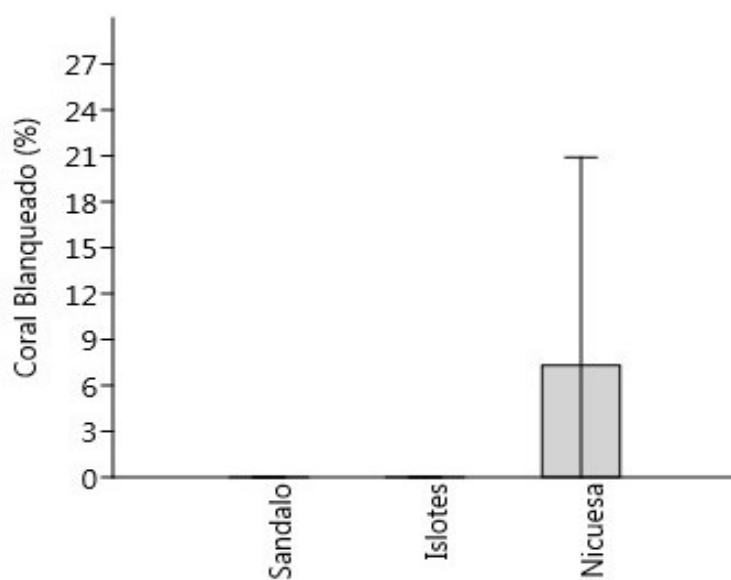


Figura 6. Porcentaje de área estudiada en tres arrecifes del Golfo Dulce de Costa Rica en la que el coral se encuentra en condición de blanqueo.

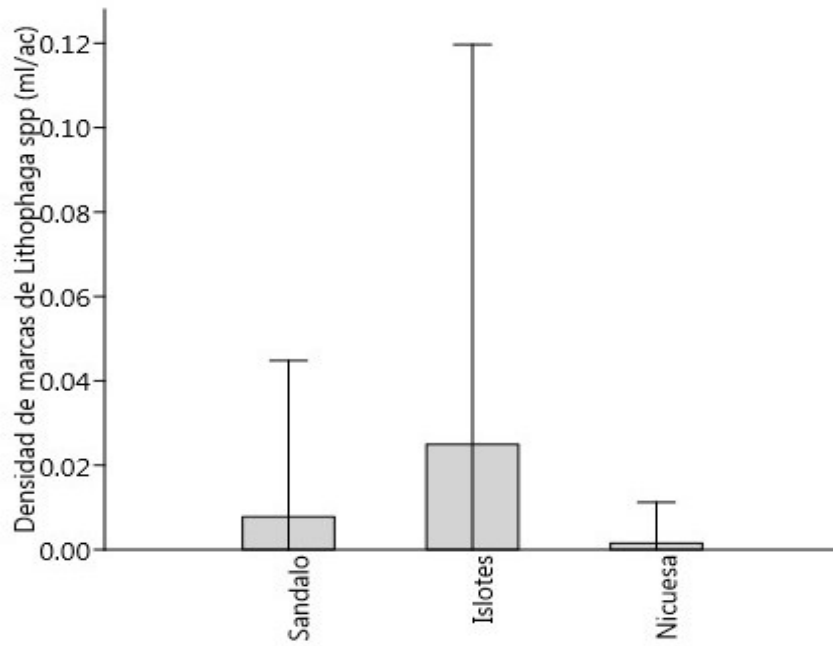


Figura 7. Marcas de *Lithophaga* spp. (ml) encontradas por unidad de área de las cuadrículas (ac), dada en cm^2 . La cuantificación fue realizada en tres arrecifes del Golfo Dulce de Costa Rica.

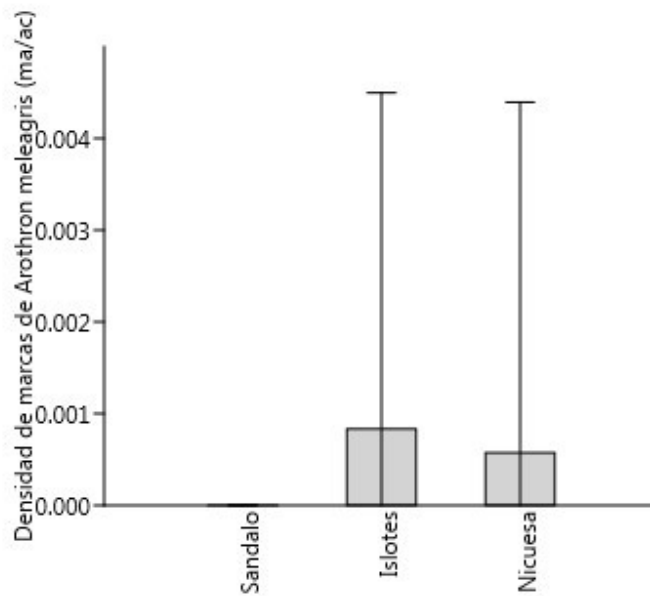


Figura 8. Marcas de *Arothron meleagris* (ma) encontradas por unidad de área de las cuadrículas (ac), dada en cm^2 . La cuantificación fue realizada en tres arrecifes del Golfo Dulce de Costa Rica.

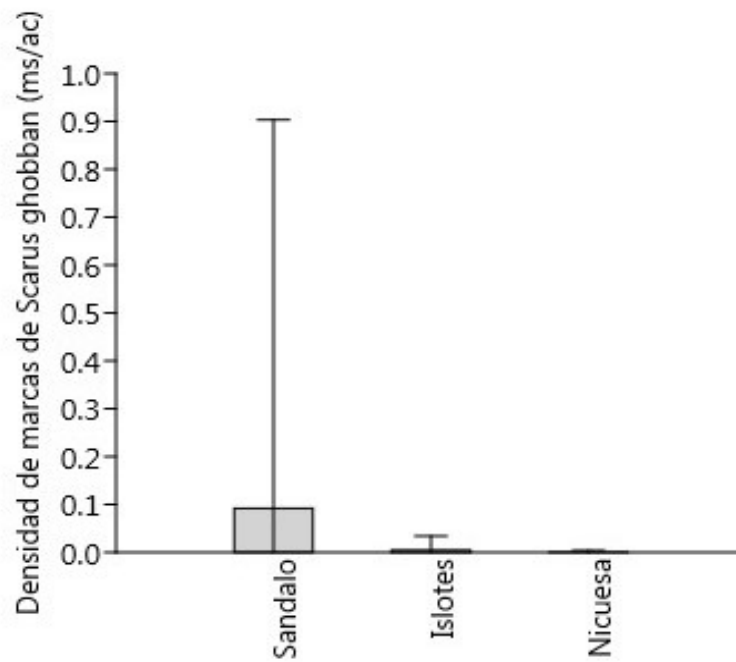


Figura 9. Marcas de *Scarus ghobban* (ms) encontradas por unidad de área de las cuadrículas (ac), dada en cm². La cuantificación fue realizada en tres arrecifes del Golfo Dulce de Costa Rica.

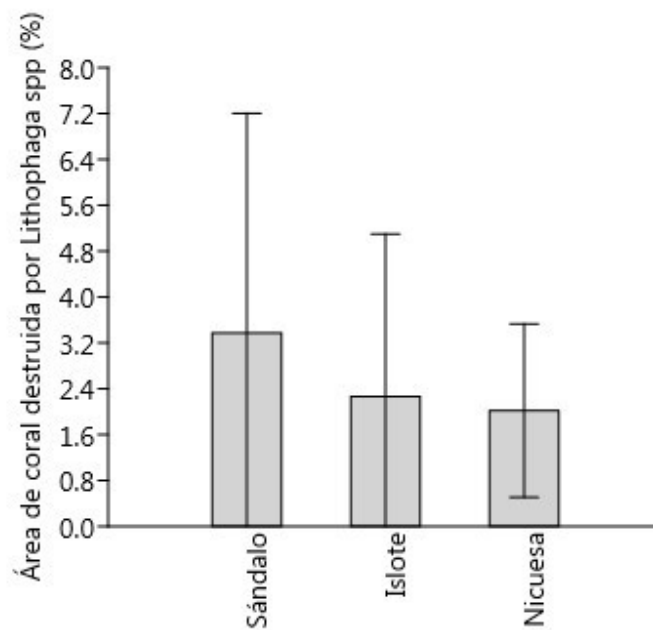


Figura 10. Porcentaje del área del coral *Porites lobata* que se encuentra afectada por el barrenamiento del bivalvo *Lithophaga* spp. en tres arrecifes del Golfo Dulce de Costa Rica.

Densidad de larvas y pupas de *Protophila* sp. (Trichoptera: Glossosomatidae) según velocidad de la corriente y ubicación en la roca en quebradas

Katherine Bonilla-Badilla¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; kia.2604@gmail.com

Coordinador: Mónica Springer

Resumen: En el orden Trichoptera, los estadios juveniles se desarrollan en agua dulce y el adulto es de vida terrestre. Las larvas forman pequeñas casas de piedritas sobre las rocas y que cargan de forma móvil. La pupa completa su estadio en la casa construida por la larva. El objetivo de este trabajo fue determinar si la densidad de larvas y de pupas de una especie de *Protophila* está relacionada a la velocidad de la corriente del río y a la ubicación que tengan en la roca donde se desarrollan. Se muestreó en tres velocidades: baja, moderada y rápida; y en dos lados de la roca: expuesta o protegida a la corriente. Se encontró para las quebradas muestreadas, que las larvas prefieren desarrollarse en ambientes donde las corrientes sean moderadas y ubicarse del lado expuesto de la corriente en la roca. Por su parte, las pupas prefieren el lado de la roca en donde fijarse de acuerdo con la velocidad de la corriente en la que se encuentren.

Palabras claves: insectos acuáticos, construcción de casas, *caddisflies*, preferencia de ambiente.

Los macroinvertebrados que habitan en agua dulce muestran una gran variedad de adaptaciones, incluyendo importantes diferencias en sus ciclos de vida (Quigley, 1982). Algunos grupos pasan todo, o casi todo, su ciclo de vida en el agua. Por otro lado, otros grupos de insectos en sus etapas juveniles, habitan ambientes de agua dulce, mientras que los adultos son terrestres (Hanson *et al.*, 2010).

Dentro de estos últimos, se encuentra el orden Trichoptera, que son insectos holometábolos, que pasan por una metamorfosis, distinguiéndose claramente su etapa de huevo, larva, seguida de pupa y finalmente el adulto (Weaver & Morse, 1986). En los ecosistemas tropicales, los ciclos de vida son generalmente “multivoltinos”, o sea, que hay varias generaciones al año, que se traslapan (Vásquez *et al.*, 2009).

En Costa Rica hay 15 familias, dentro de éstas la familia Glossosomatidae, que se conoce por sus hábitos de construir sus propias casas (Weaver & Morse, 1986; Springer, 2010). Las larvas de los tricópteros, son quienes forman las pequeñas casas de piedritas o granos de arena que cargan de forma móvil, a menudo con dos huecos redondos y pequeñas “chimeneas” en la superficie dorsal. Secretan una seda del labio con la que cementan las piedras de las casas. (Otto, 1983; Springer, 2010). Por otro lado, la pupa adhiere y sella al sustrato la casa construida por la larva, en la cual completa su estadio. En la mayoría de especies, la pupa tiene los apéndices libres y está equipada con unas pesadas mandíbulas esclerotizadas, que utiliza para cortar y abrir la casa cuando emerge, y nada hasta la superficie del agua (Williams & Feltmate, 1992; Valverde & Abelando, 2006).

Estos refugios son contruidos sobre piedras en ríos y quebradas de aguas limpias (Nalepa, 1978). Funcionan como protección y ayudan a la captura de alimento (en el caso la larva que se alimenta del perifiton que se adhiere al sustrato) (Hanson *et al.*, 2010). Además, tener una casa portable, les confiere una gran ventaja a estos organismos pues ayuda a la respiración, factor que permitió la exitosa propagación de su ancestro en hábitats acuáticos (Weaver & Morse, 1986; Williams & Feltmate, 1992). De modo que la ubicación de las casas en el ambiente acuático es determinante para la supervivencia y éxito del organismo. Existen muchos factores que pueden influenciar la ubicación de las casas, que pueden ser bióticos, como la interacción entre especies (depredación, competencia, parasitismo) y/o abióticos, como temperatura, corrientes de agua, tipo de sustrato, profundidad (Reyes-Morales, 2013). Además, Williams

& Feltmate (1992) mencionan que uno de los factores más influyentes en la fauna asociada a aguas con movimiento, es la fuerza de la corriente.

Según lo anterior, en este estudio se tomaron en cuenta dos variables: la velocidad de la corriente del río y la ubicación en la roca, que tenían las casas de los tricópteros del género *Protophila* (Glossosomatidae), en tres quebradas ubicadas en Golfito, con el fin de determinar si cada una de estas variables y la interacción entre ambas, influye en la densidad de larvas y de pupas sobre las rocas. Se espera que las larvas prefieran estar en corrientes de velocidad lenta o moderada, y a la vez ubicadas en el lado de la roca protegido de la fuerza de la corriente; para evitar ser evacuadas o transportadas por la río. Para las pupas, se espera que no dependan de la velocidad de la corriente, pero sí prefieran estar en el lado expuesto de la roca, para captar más y mejor el oxígeno del agua proveniente de la exposición a la corriente.

Materiales y métodos

Sitio de estudio.— El estudio se realizó del 22 al 24 de enero del 2015 en los alrededores del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (RNV-S-G) ubicado en la provincia de Puntarenas, Costa Rica. Esta zona presenta bosque tropical húmedo ubicado entre los 5 y 190 msnm, con una precipitación anual entre los 3000 y 5000 mm (Maldonado, 2005). El muestreo se realizó en tres quebradas, una por día de muestreo: La Cañaza, una ubicada camino a Playa Cacao, y Colosal.

Especie de estudio.— Se trabajó con una especie del género *Protophila*. El género *Protophila* Banks (1904) tiene una distribución muy amplia, desde el sur de Canadá hasta el centro de la Argentina (Angrisano, 1990). Las larvas se distinguen fácilmente por la presencia de uñas tarsales largas que salen por encima del proceso cuticular; esclerito IX convexo en su margen apical. Además, por la construcción de casas con piedras relativamente más largas a los costados (Pescador *et al.* 2004, Hanson *et al.* 2010). En general, el orden es conocido como fríganeas (o *caddisflies* en inglés).

Diseño experimental.— En cada quebrada se categorizaron (a vista) tres tipos de velocidad de la corriente: baja, moderada y rápida. Posteriormente, se midió la velocidad en m/s de cada uno, utilizando un pedazo de corcho, con el que se cronometró el tiempo que tardaba en recorrer 2 m de distancia. Se hicieron 3 mediciones y se calculó un promedio. Los valores promedios son: para lenta 0.11 m/s ($\pm 0,01$), para moderada 0.26 m/s ($\pm 0,03$) y para rápida 0.59 m/s ($\pm 0,09$).

En cada quebrada, para cada velocidad, se muestrearon 10 rocas con la presencia de las casas construidas por *Protophila* sp. Se contó la cantidad de casas de larvas y de pupas según su ubicación en la roca, que se categorizó como lado expuesto y lado protegido con respecto a la exposición a la corriente del río. Además, se tomaron fotografías, con escala, de las caras de la roca pertenecientes a cada lado, y con el programa computacional ImageJ, se calculó el área de las caras, y por consiguiente, de cada lado. Con estos datos se determinó la densidad de larvas y de pupas según el lado (expuesto, protegido) presentes en cada roca.

Análisis de datos.— Se realizó una prueba de t pareada para verificar la diferencia entre la densidad de larvas y la densidad de pupas en cada roca. Se usó un Modelo Lineal Mixto para determinar si la densidad de pupas y de larvas está asociada a la velocidad de la corriente, a la ubicación de éstas en la roca y a la interacción de ambas variables; utilizando como variables dependientes las densidades y como variables respuesta, la velocidad y la ubicación. Además se usó la quebrada como variable aleatoria. Se realizó *a posteriori* una prueba de Tukey usando una probabilidad de 0.05, en aquellos análisis donde la prueba anterior dio significativa, para determinar en qué grupos se encontraba la diferencia. Las pruebas estadísticas se realizaron con el paquete estadístico JMP.

Resultados

Se muestrearon en total 90 rocas, y se contó una cantidad de 1089 larvas y 287 pupas. La densidad de larvas fue mayor que la densidad de pupas ($t=-4.76$, g. l.= 179, $p> 0.0001$) (Figura 1).

La densidad de larvas difirió en corriente moderada y lenta; la densidad en corriente rápida no varió con respecto a éstas últimas. En tal caso, en ambientes con corriente moderada, la densidad fue mayor ($F_{2,172}=3.56$, $p=0.03$). Se encontró mayor densidad de larvas en el lado expuesto de la roca ($F_{1,172}=6.57$, $p=0.01$). No existe interacción entre ambas variables sobre la densidad de larvas ($F_{2,172}=0.59$, $p=0.55$, Figura 2).

En el caso de las pupas, la densidad de éstas no se vio relacionada con el tipo de velocidad de corriente del río, o sea, que prefieren indistintamente cualquier velocidad ($F_{2,172}=0.12$, $p=0.88$). Del mismo modo, no difieren en el lado de la roca en el que se encuentran ($F_{1,172}=1.90$, $p=0.17$). Por el contrario, la interacción entre las variables velocidad y ubicación, determina la densidad de pupas en las rocas de estas quebradas. Se encontró mayor densidad en el lado expuesto en corrientes lentas, y en el lado protegido de corrientes moderadas y rápidas ($F_{2,172}=6.54$, $p=0.0018$, Figura 3).

Discusión

La cantidad de larvas encontradas, y por consiguiente la densidad, fue mayor que de pupas, dado que en las frigáneas del género *Protoptila* sp., la etapa larval abarca la mayoría de su ciclo de vida. Ésta tarda aproximadamente un año; periodo que contrasta con las escasas semanas en que se encuentran los organismos como pupa o adulto. La etapa pupal tarda de dos a tres semanas, al cabo de las cuales emerge el adulto, el cual es de vida relativamente corta (Williams & Feltmate, 1992; Springer, 2010). Aunque, el tiempo de desarrollo es altamente variable en los insectos acuáticos, pues depende de la especie y de factores ambientales como la temperatura del agua y la disponibilidad de alimento. La mayoría requiere entre uno y dos años para su desarrollo, y en total pasan entre cinco y siete estadios (Springer, 2010).

En este estudio, se encontró que densidad de larvas de *Protoptila* sp. se concentra en las corrientes moderadas. Lo cual concuerda con Springer (2010), que se menciona que las larvas de Glossosomatidae prefieren este tipo de corrientes, pero no se especifica su razón. Un posible factor que esté influenciando esta preferencia es la cantidad de oxígeno disuelto en el agua, pues esto determina la cantidad que es capaz de captar la larva. Se ha visto que la cantidad de oxígeno disuelto aumenta a mayor velocidad de corriente (Hanson *et al.* 2010). Esto se puede relacionar con la tendencia observada en este estudio, donde la densidad de larvas es mayor en ambientes con velocidades de corriente moderada y rápida. El oxígeno a este nivel es muy valioso, ya que hay menor cantidad en el agua que en el aire, además que la difusión ocurre más lentamente (Hanson *et al.* 2010).

Contrario a lo esperado, la densidad de larvas es mayor en el lado que expone la roca a la corriente del río; de modo que la fuerza que ejerce la corriente sobre ellas no expone un problema grave. Muchos animales han solventado este problema con mecanismos para evitar el desalojo físico de la superficie del sustrato. En el caso Glossosomatidae, las larvas cuentan con adaptaciones morfológicas para resistir el desplazamiento, que incluye prominentes garras y almohadillas de fricción. Además, adaptaciones de comportamiento, como la incorporación de pesadas piedras de lastre en sus casas y la utilización de seda para atarse físicamente al sustrato (Williams & Feltmate 1992).

Lo anterior explica la tolerancia al ambiente proporcionado por estar el lado expuesto de la roca, sin embargo, no explica la preferencia de larvas, o aumento en la densidad, en este lado en particular. Un posible motivo para explicar esto, es la disponibilidad de alimento que está asociado a cada lado de la roca. Aunque para este estudio no se cuantificó es importante tomarlo en cuenta en un análisis posterior, pues las larvas se alimentan raspando el perifiton que crece en la superficie de la roca (Hanson *et al.*, 2010) y esto puede influir en el lado en que prefieran estar.

Por otro lado, dado que las pupas están adheridas al sustrato, parece que la fuerza que ejerce la corriente por sí sola sobre ellas, no es influyente en el sitio en que se fijan. Sin embargo, el hecho que no se encontrara diferencia de densidad en cuanto al lado en la roca, es porque estas densidades se contrarrestan, pues sí hay preferencia a cierto lado, pero depende de la velocidad de la corriente. Se

encontró mayor densidad de pupas en el lado expuesto en corrientes lentas y en el lado protegido de corrientes moderadas y rápidas.

Una razón que explique este comportamiento puede estar asociado, como se explicó anteriormente, a la disponibilidad de oxígeno. En corrientes lentas, la cantidad de oxígeno disuelto es menor (Hanson *et al.* 2010), por lo que una manera de solventar este problema es el de colocarse al lado expuesto de la corriente, en donde haya mayor flujo de agua y por lo tanto, mayor cantidad de oxígeno disuelto. Pues, al deberse de un estadio inmóvil, este comportamiento puede asegurarle una mejor captación de oxígeno, o de manera más directa. Por el contrario, en corrientes más rápidas se encontró mayor densidad de pupas en el lado protegido de la roca. Sin embargo, las causas de esto no quedan claras.

En general, sería importante medir otras variables para explicar estos fenómenos. Como se mencionó anteriormente, tomar en cuenta el oxígeno disuelto del agua, la cantidad de perifiton en la roca, la presencia de depredadores y de parasitismo que pueden influir en el comportamiento tanto de la larva como de la pupa.

Para concluir, se encontró para las quebradas muestreadas, que las larvas prefieren desarrollarse en ambientes donde las corrientes sean moderadas y ubicarse del lado expuesto de la corriente en la roca. Mientras que las pupas prefieren el lado de la roca en donde fijarse de acuerdo con la velocidad de la corriente en la que se encuentren.

Agradecimientos

Se agradece a Mónica Springer por la ayuda en el planeamiento del diseño experimental y la asesoría durante la investigación, a Federico Bolaños, por su aporte en el análisis estadístico y redacción, y los compañeros del curso de Biología de Campo por su ayuda en los muestreos.

Referencias

- Angrisano, E. B. (1990). *El Orden Trichoptera en el Uruguay (Familias Philopotamidae, Psychomidae, Rhyacophilidae, Glossosomatidae e Hydroptilidae)* (Tesis Doctoral). Buenos Aires, Argentina: Universidad de Buenos Aires.
- Hanson, P., Springer, M. & Ramírez, A. (2010). *Capítulo 1: Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos*. Revista Biología Tropical, 58, 3-37.
- Maldonado, T. (2005). Características geográficas de la región de Golfito. En Lobo, J. & Bolaños, F. (eds.). *Historia natural de Golfito-Costa Rica* (pp. 19- 23). Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Editorial INBio.
- Nalepa, T. F. (1978). Freshwater Macroinvertebrates. *Journal (Water Pollution Control Federation)*, 50, 1301-1313.
- Otto, C. (1983). Behavioural and physiological adaptations to a variable habitat in two species of case-making caddis larvae using different food. *Oikos*, 41, 188-194.
- Pescador, M. L., Rasmussen, A. K. & Harris, S. C. (2004). *Identification manual for the caddisfly (Trichoptera) larvae of Florida*. Tallahassee, EEUU: Department of Environmental Protection's.
- Quigley, M. A. (1984). Freshwater Macroinvertebrates. *Journal Water Pollution Control Federation*, 56, 774-780.
- Reyes-Morales, F. (2013). Macroinvertebrados acuáticos de los cuerpos lénticos de la Región Maya, Guatemala. *Revista Científica de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia*, 23, 7-16.

- Springer, M. (2010). Capítulo 7: Trichoptera. *Revista Biología Tropical*, 58, 151-198.
- Valverde, A & Abelando, M. I. (2006). Caracterización de los estados preimaginales de *Protophila dubitans* y *Protophila misionensis* (Trichoptera: Glossosomatidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 65, 11-17.
- Vasquez, D., Flowers, R.W. & Springer, M. (2009). Life history of five small minnow mayflies (Ephemeroptera: Baetidae) in a small tropical stream on the Caribbean slope of Costa Rica. *Aquatic Insects*, 31, 319-332.
- Weaver, J. & Morse, J. (1986). Evolution of feeding and case-making behavior in Trichoptera. *Journal of the North American Benthological Society*, 5, 150-158.
- Williams, D. & Feltmate, B. (1992). *Aquatic Insects*. Melksham, Reino Unido: International Redwood Press.

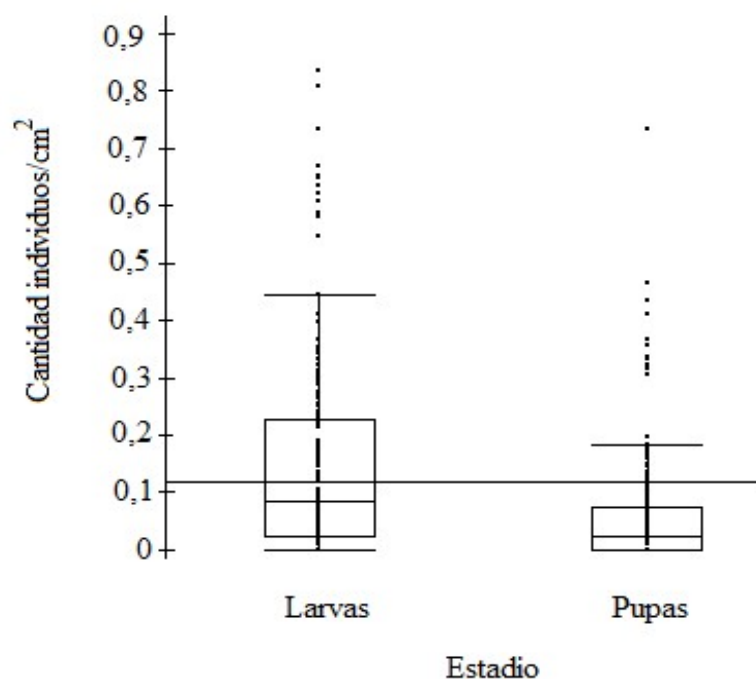


Figura 1. Promedios de las densidades (\pm desviación estándar) de larvas y de pupas de *Protophila* sp. (Glossosomatidae) presentes en rocas de quebradas de Golfito, Costa Rica.

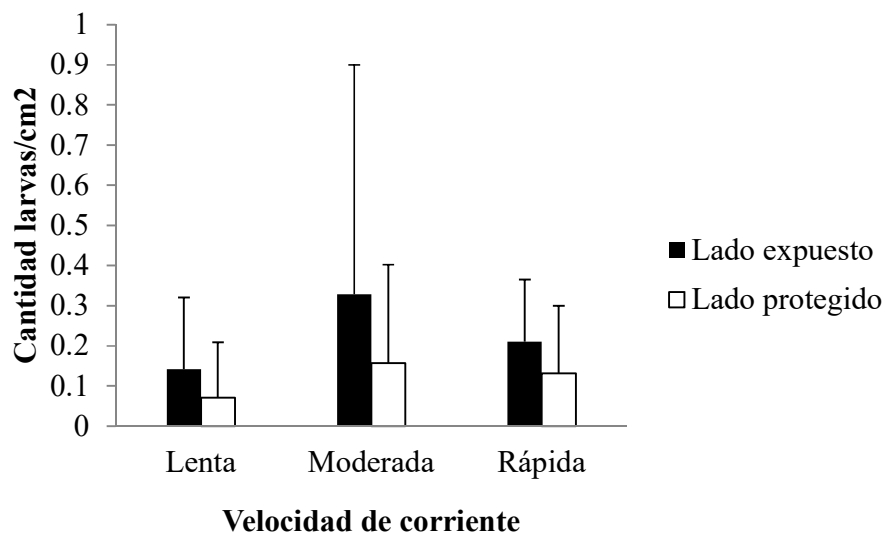


Figura 2. Promedios de las densidades de larvas de *Protophila* sp. (Glossosomatidae) en cada lado de la roca, según la velocidad de la corriente, en quebradas de Golfito, Costa Rica. Lado se refiere a la exposición con respecto a la corriente del río.

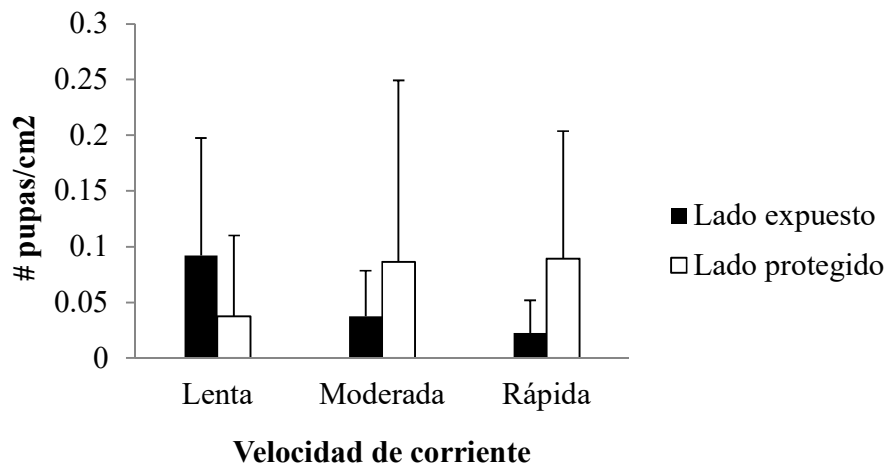


Figura 3. Promedios de las densidades de pupas de *Protophila* sp. (Glossosomatidae) en cada lado de la roca, según la velocidad de la corriente, en quebradas de Golfito, Costa Rica. Lado se refiere a la exposición con respecto a la corriente del río.

Plasticidad en la de construcción de la tela por *Leucauge argyra* (Aranea: Tetragnathidae) en pastizales de Golfito, Costa Rica*

Jairo Moya-Ramírez¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; giromoya@gmail.com

Coordinador: Gilbert Barrantes

Resumen: Existen variaciones a nivel de taxonómico e individual en el diseño de las telas orbiculares. Estas variaciones pueden deberse a factores ambientales, genéticos, ontogénicos o a experiencia previa de la araña y afectan el funcionamiento de la tela. *Leucauge argyra* construye telas orbiculares que han sido descritas en múltiples trabajos como horizontales o casi horizontales. Sin embargo, es posible observar que frecuentemente sus telas son inclinadas. En el presente trabajo se describe la inclinación de las telas de *L. argyra* en condición silvestre y se busca si existe relación con aspectos de la forma y estructura de la tela y el tamaño de la araña. Los aspectos evaluados son la cantidad de líneas de anclaje al sustrato, la separación máxima entre dos puntos de anclaje en el sustrato, la proporción del área entre marcos ocupada por la zona de captura, la asimetría de la tela y el ancho del cefalotórax. Se encontró que las telas tienen inclinaciones más frecuentemente inclinaciones entre los 15 y 30°, con inclinaciones máximas de hasta 60°. Solamente se encontró relación entre la inclinación de la tela y la proporción del área entre marcos ocupada por la zona de captura. Se discute la importancia de esta relación en el funcionamiento de la tela y las posibles implicaciones en la estrategia de forrajeo de esta araña.

Palabras clave: araña, tela orbicular, forrajeo óptimo

Una característica común y distintiva de las arañas es la producción de seda en las hiladoras (Coddington, 2005). Esta es utilizada en varios grupos de arañas es la construcción de telas que permiten la intercepción e inmovilización de posibles presas (Heiling & Herberstein, 2000). Existen distintos tipos de telas de araña con distintas funciones (Eberhard, 1975, 1986, 1990; Sandoval, 1994; Blackedge *et al.*, 2009). Entre estos están las telas orbiculares, que se caracterizan por la presencia de una espiral que permite detener el movimiento de la presa y retenerla hasta que sea inmovilizada o envuelta en seda por la araña, así como proteger a la araña de posibles mecanismos de defensa de las presas (Eberhard, 1990). Las telas orbiculares tienen distintas partes formadas por conjuntos de hilos con características estructurales y químicas propias. A su vez cada una de estas partes tiene una función específica (Zschokke, 1999). Únicamente la espiral pegajosa tiene la capacidad de capturar y retener a las presas, mientras que otras partes de la tela como los radios, la espiral temporal o el meollo carecen de goma. Por lo tanto, la espiral pegajosa es la única parte de la tela con la capacidad de retener a las posibles presas y para la araña es importante maximizar su área. La selección del sitio de construcción y la fijación de los primeros hilos (que más adelante serán líneas de anclaje y marcos) se da por procesos exploratorios, aparentemente aleatorios y difíciles de predecir (Enders, 1977; Zschokke, 1996). Una vez contruidos los elementos iniciales de la tela (anclajes, marcos, radios y en algunos casos un pre-meollo) la construcción de los siguientes elementos se da por comportamientos con patrones bien definidos (Peters, 1970; Zschokke, 1996).

Existen variaciones interespecíficas en la forma y posición en que las arañas construyen sus telas orbiculares las cuales pueden deberse a las relaciones filogenéticas y a la función de la tela (Heiling & Herberstein, 2000). Las telas orbiculares verticales suelen ser asimétricas, donde el lado de la tela que

* El estudiante responsable no concluyó la etapa de revisiones de este informe. Todos los errores y carencias que presente son responsabilidad de quien lo escribe.

se encuentra sobre el meollo es más corto y tiene menos radios que el lado inferior, mientras que las telas horizontales suelen ser más simétricas (Herberstein & Heiling, 1999). A su vez también existen variaciones intraespecíficas en la forma y tamaño de las telas orbiculares que puede deberse a cambios ontogénicos (Hesselberg, 2010; Triana-Cambronero *et al.*, 2011; Anotaux *et al.*, 2014), factores ambientales (Eberhard, 1971; Vollrath *et al.*, 1997; Barrantes y Eberhard, 2012; Hesselberg, 2013) y experiencia previa de la araña (Eberhard, 1988; Pasquet *et al.*, 1994). Las telas suelen presentar una asimetría más marcada cuando son verticales que cuando son horizontales, siendo lo más común el aumento del tamaño hacia abajo del meollo (Herberstein & Heiling, 1999).

El presente trabajo tiene como objetivos: 1) describir la variación existente en la inclinación de la tela de *Leucauge argyra* (Tetragnathidae) (Walckenaer 1841; 2) evaluar si la distancia máxima entre los puntos de anclaje y la cantidad de estos se relacionan con la inclinación de la parte central de la tela; 3) evaluar si existe una relación entre la inclinación de la zona de captura y el porcentaje de esta área ocupado por la zona de captura; 4) determinar si existe relación entre la inclinación de la tela y su asimetría y 5) indagar si hay una relación del tamaño de la araña y la inclinación de la tela. Se espera que en telas con puntos de anclaje más cercanos entre sí la inclinación de la tela sea mayor, debido a que la araña podría estar inclinando su tela para aprovechar espacios más pequeños, esto debido a que en un cilindro o prisma se pueden obtener áreas mayores de secciones oblicuas que de secciones transversales. Se espera que en las telas con mayor inclinación disminuya la proporción del área entre los marcos que está ocupada por la espiral pegajosa, pues en telas verticales el control del uso del espacio podría no ser tan eficiente, ya que esta araña suele hacer telas casi horizontales. Se espera un aumento en la asimetría en la zona pegajosa en telas con mayor inclinación. En cuanto al tamaño de la araña se espera que la inclinación de la tela sea mayor en arañas más grandes, pues estas tenderán a hacer telas más grandes y necesitaran aprovechar mejor los espacios y una forma de hacerlo es construyendo telas que atravesasen esos espacios de forma oblicua.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio: El trabajo se realizó en pastizales abandonados y bordes de bosque entre Golfito y la finca "La Lechería" ubicada 2 Km al este de la sede de la Universidad de Costa Rica (8°38'34" N, 83°11'30" W). La zona de vida corresponde a Bosque Tropical Húmedo (Lobo-Segura & Bolaños-Vives, 2005). El periodo de muestreo fue del 10 al 12 de enero del 2015, durante la transición entre la época lluviosa y la época seca.

Especie de estudio: *Leucauge argyra* construye telas orbiculares que han sido descritas como horizontales o más o menos horizontales (Levi, 1980; Triana-Cambronero *et al.* 2011; Barrantes & Eberhard, 2012). Las ninfas construyen una maraña sobre la parte orbicular de la tela, la cual puede servir para dar soporte estructural al resto de la tela (Triana-Cambronero *et al.* 2011). Esta especie se distribuye desde Florida hasta Brasil (Levi, 1980), en Costa Rica es común en zonas alteradas y bordes de bosque en elevaciones bajas. A diferencia de otras arañas congénéricas los machos de *L. argyra* presentan un gancho en una de los márgenes del cimbium, en el pedipalpo. Las hembras se distinguen de otras especies de *Leucauge* porque tienen un proceso cónico ventral en su epigino (Barrantes *et al.*, 2013). Se ha observado que durante la cópula el macho inserta el gancho del cimbium en uno de los atrios de la hembra, mientras que el émbolo entra en el otro atrio. Al finalizar la cópula, en algunos casos se puede formar un tapón en el atrio, el cual es aparentemente producido por la hembra y puede servir para retener al macho y luego canibalizarlo (Aisenberg & Barrantes, 2011; Aisenberg *et al.*, 2015). Esta araña es parasitada por *Hymenoepimecis argyrophaga* (Ichneumonidae), la cual manipula el proceso de construcción de la tela cuando la avispa está cerca de pupar. *H. argyrophaga* obliga a la araña parasitada a color líneas de anclaje una y otra vez, lo que resulta en una tela con unos pocos hilos muy gruesos que van directamente al sustrato. Esta estructura sirve a *H. Hymenoepimecis* como un soporte estable y durable para pupar (Eberhard, 2000, 2001).

Medición de las telas: Se buscó individuos de *L. argyra* de cualquier estadio en la vegetación junto a la carretera, esto se hizo caminando por ambas orillas de la carretera y tomando en cuenta todas las arañas encontradas de esta especie. No se tomó en cuenta telas que estuvieran siendo utilizadas por machos, porque los machos no construyen telas, solo las roban a las hembras inmaduras y por esto no se podía relacionar la tela con el tamaño de la araña que la construyó. Se roció finamente fécula de maíz sobre las telas para que esta quedara sobre los hilos, aumentando su visibilidad. Se colocó una pieza de papel de 2 cm de longitud frente a la araña (como escala) y se fotografió la tela desde arriba. Se establecieron dos posibles ejes verticales: el primero basado en la posición de la araña al momento en que se encontró, con el lado inferior de la tela frente a la araña. El segundo eje fue establecido siguiendo el eje más alargado en la tela, en el que el lado con los radios más largos se consideró como el lado inferior (Figura 1). Para determinar cuánto espacio del área entre marcos estaba siendo utilizada por la espiral pegajosa se utilizó el cociente del área de los marcos entre el área de captura. Para determinar el grado de asimetría en la tela se midieron el radio vertical superior e inferior de la tela, luego se dividió la longitud del radio inferior entre la longitud total del eje, esto se realizó en ambos posibles ejes verticales. En cada tela se midió la distancia más lejana entre dos puntos de anclaje con una cinta métrica y a la vez se contó la cantidad de estos. Algunas de las telas encontradas no pudieron ser fotografiadas debido a que presentaban marañas muy densas, es común que las ninfas de esta especie construyan una maraña de hilos debajo de la parte orbicular de la tela. A estas telas igualmente se les tomó los datos que no dependían de la fotografía. Con un clinómetro digital Bosch GLM 80 se midió la inclinación de la tela en el área de captura. Las arañas fueron colectadas en alcohol al 70% y se midió el ancho del cefalotórax utilizando una escala graduada en micrómetros al estereoscopio. Las mediciones de las fotografías fueron realizadas utilizando Image J 1.48v (Schneider *et al.*, 2012).

Análisis estadístico: Para determinar la relación entre la inclinación de la tela con la cantidad de anclajes, la proporción del área del marco utilizada por la zona de captura, la asimetría y el tamaño de la araña se realizaron correlaciones de Spearman. Todas las correlaciones fueron realizadas con Past 3.05 (Hammer, 2001).

Resultados

Se encontró un total de 28 individuos de *L. argyra* de los cuales se fotografiaron las telas de 23. Las telas tuvieron una inclinación (promedio \pm desviación estándar) de 19.85 ± 11.98 (rango 3 - 60°) (Figura 2). El número de líneas de anclaje fue 9.25 ± 2.29 (seis - 16) y la máxima distancia entre dos puntos de anclaje de una misma tela fue 36.82 ± 11.63 cm (14.5 - 67 cm). El área entre marcos fue 326.34 ± 237.90 cm² (61.6 - 1160.7 cm²) y el área de captura fue 208.23 ± 191.93 (35.2 - 973.0 cm²). El área de captura fue 0.63 ± 0.18 (0.17 - 0.86) veces el área entre marcos. El ancho del cefalotórax de los individuos utilizados fue 0.72 ± 0.67 mm (0.1 - 1.7 mm). Ninguna de las variables medidas con excepción de la proporción del área entre marcos ocupada por el área de la espiral pegajosa estuvo correlacionada con la inclinación de la tela (Cuadro 1; Figura 3).

Discusión

La distribución encontrada en la inclinación de las telas indica que *L. argyra* las construye con más frecuencia en inclinaciones menores a 30°, pero no horizontales como se ha indicado en trabajos previos (Levi, 1980; Triana-Cambronero *et al.*, 2011; Barrantes & Eberhard, 2012). La falta de correlación entre la mayoría de las variables y la inclinación de la tela puede deberse a que estos aspectos de la arquitectura podrían ser independientes entre sí y relacionarse más con otros factores como la estructura del espacio en el que se construye la tela (Eberhard, 1971; Barrantes y Eberhard, 2012; Hesselberg, 2013), o a que siguen un ajuste no lineal, en el que las telas con un inclinación intermedia difieren del resto de las telas (Figura 2). La falta de relación entre la cantidad de puntos de anclaje y la distancia máxima entre estos con la inclinación puede sugerir que los elementos centrales de la tela, los cuales son contruidos de último, no se ven afectados por la construcción de los elementos más externos, contruidos de primero, por lo que la inclinación de la tela podría estar decidida por la araña de forma

independiente con respecto a los anclajes o previa a la construcción de estos, cómo se ha observado en estudios donde se reduce el espacio para la construcción de la tela de esta especie (Barrantes & Eberhard, 2012) o de otras arañas tejedoras de telas orbiculares (Hesselberg, 2013)

La correlación negativa encontrada entre la inclinación y la proporción del espacio entre marcos ocupado por el área de captura muestra que en telas con una fuerte inclinación disminuye la capacidad de la araña de ocupar el espacio disponible con la espiral pegajosa. De las siete telas que presentaron un área de captura de menos de 0.6 veces el área entre marcos seis tienen una inclinación de más de 22°. Esto indica que las telas con inclinaciones altas son menos eficaces en el aprovechamiento del espacio, pues la araña estaría invirtiendo mucha seda en la construcción de marcos y radios grandes, pero sólo una pequeña parte de estos estaría ocupada por la espiral pegajosa, que es la única estructura de la tela con la capacidad de retener posibles presas. La disminución en el área entre marcos ocupada por el área de captura puede deberse bien a que durante el proceso de construcción *L. argyra* tiene dificultades para ajustar la espiral temporal a un marco muy inclinado o por el contrario, que reducir el tamaño de la espiral pegajosa sea una adaptación de una tela inclinada. En *Leucauge mariana* se ha observado que el tiempo que la araña tarda en alcanzar la presa aumenta en telas inclinadas (observaciones personales), por lo que puede ser desventajoso invertir en tener un área de captura grande (Nentwig, 1983), pues la araña podría no llegar a tiempo hasta la presa en las partes alejadas del meollo. Otra forma de solventar este problema sería disminuir el espacio entre hilos pegajosos, lo que aumentaría la capacidad de la tela de retener un posible presa (Blackledge & Zevenbergen, 2006) y que también conlleva a la disminución del tamaño de la zona de captura (Nentwig, 1983). Por otro lado *L. argyra* podría estar ajustando varios aspectos de la tela para capturar distintas presas, como se ha documentado en otras arañas tejedoras de telas orbiculares (Sandoval, 1994; Herberstein *et al.*, 2000); entre los aspectos que podrían estar modificando están la inclinación, la distancia entre vueltas de la espiral pegajosa y el tamaño de la zona de captura.

Se sugiere desarrollar un muestreo mayor donde se puedan comparar grupos de telas de diferentes inclinaciones entre sí con el fin de determinar si hay tendencias no lineales entre la inclinación de la tela y otros aspectos de la arquitectura de esta, en el presente trabajo no se puede dividir las muestras observadas en categorías debido a que algunas categorías, especialmente las de las telas con mayor inclinación quedarían con muy pocos individuos. Además, se recomienda determinar si el tipo y cantidad de presas que cae en las telas varía según la inclinación y medir la distancia entre vueltas del espiral pegajoso.

En el presente trabajo se concluye que *L. argyra* puede construir su tela en una variedad de inclinaciones. Además, el aumento en la inclinación disminuye el área de la tela que está ocupada por la espiral pegajosa, pero no se encontró relación entre la inclinación de la tela y otras características estructurales de esta.

Agradecimientos

Agradezco a la Universidad de Costa Rica (UCR) que brindó apoyo logístico y las instalaciones de la Sede de Golfito durante la realización de este trabajo, a los coordinadores del curso Biología de Campo de la UCR: Federico Bolaños-Vives, Jeffrey Sibaja-Cordero y Mauricio Fernández que apoyaron con valiosos comentarios y sugerencias. Agradezco especialmente a Gilbert Barrantes, coordinador de este proyecto, que participó en el diseño del mismo y en la toma de datos y los estudiantes del curso de Biología de Campo UCR 2015 que participaron en la toma de datos y análisis de los resultados.

Bibliografia

- Aisenberg, A. & Barrantes, G. (2011). Sexual behavior, cannibalism, and mating plugs as sticky traps in the orb weaver spider *Leucauge argyra* (Tetragnathidae). *Naturwissenschaften*, 98: 605-613.
- Aisenberg, A., Barrantes, G. & Eberhard, W. G. (2015). Post-copulatory sexual selection in two tropical orb-weaving *Leucauge* spiders. En: Peretti, A.V. & Aisenberg, A. (Eds.). *Cryptic female choice in arthropods*. Suiza: Springer International Publishing.
- Anotaux, M., Toscani, C., Leborgne, R., Châline, N. & Pasquet, A. (2014). Aging and foraging efficiency in a orb-web spider. *Journal of Ethology*, 32: 155-163.
- Barrantes, G., Aisenberg, A. & Eberhard, W. G. (2013). Functional aspects of genital differences in *Leucauge argyra* and *L. mariana* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Arachnology*, 41: 59-69.
- Barrantes, G. & Eberhard, W. G. (2012). Extreme behavioral adjustments by an orb-web spider to restricted spaces. *Ethology*, 118: 1-12.
- Blackledge, T. A., Scharff, N., Coddington, J. A., Szűts, T., Wenzel, J. W., Hayashi, C. Y. & Agnarsson, I. (2009). Reconstructing web evolution and spider diversification in the molecular era. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 5229-5234.
- Blackledge, T. A. & Zevenbergen, Z. A. (2006). Mesh width influences prey retention in spider orb webs. *Ethology* 112: 1194–1201.
- Coddington, J. A. (2005). Phylogeny and classification of spiders. En: Ubick, D., Paquin P., Cushing, P. E., & Roth, V. (Eds.). *Spiders of North America: an identification manual* (pp 18-24). EEUU: American Arachnological Society.
- Eberhard, W. G. (1971). The ecology of the web of *Uloborus diversus* (Araneae: Uloboridae). *Oecologia*, 6: 328-342.
- Eberhard, W. G. (1975). The 'inverted ladder' orb web of *Scoloderus* sp. and the intermediate orb of *Eustala* (?) sp. Araneae: Araneidae. *Journal of Natural History*, 9: 93-106.
- Eberhard, W. G. (1986). Effect of orb-web geometry on prey interception and retention. En: W. A Shaer (Ed.). *Spiders: webs, behavior and evolution* (pp. 70-100). Stanford, EEUU: Stanford University Press.
- Eberhard, W. G. (1988). Behavioral flexibility in an orb-web construction: effects of supplies in different silk glands and spider size and weight. *American Arachnological Society*, 16: 295-302.
- Eberhard, W. G. (1990). Functions and phylogenie of spiders webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 341-372.
- Eberhard, W. G. (2000). Spider manipulation by a wasp larva. *Nature*, 406: 255-256.
- Eberhard, W. G. (2001). Under the Influence: Webs and building behavior of *Plesiometa argyra* (Araneae, Tetragnathidae) when parasitized by *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Journal of Arachnology*, 29: 354-366.
- Enders, F. (1977). Web site selection by orb web spiders particularly *Argiope aurantia* Lucas. *Animal Behavior*, 25: 694-712.
- 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.

- Heiling, A. M. & Herberstein, M. E. (2000). Interpretations of orb-web variability: a review of past and current ideas. *Ekológia (Bratislava)*, 19: 97-106.
- Herberstein, M. E., Gaskett, A. C., Glencross, D., Hart, S., Jaensch S. & Elgar, M. A. (c). Does the presence of potential prey affect web design in *Argiope keyserlingi* (Araneae, Araneidae). *Journal of Arachnology*, 28:346–350.
- Herberstein, M. E. & Heiling A. M. (1999). Asymmetry in spider orb webs: a result of physical constraints?. *Animal Behaviour*, 58: 1241-1246.
- Hesselberg, T. (2010). Ontogenetic changes in web design in two orb-web spiders. *Ethology*, 116: 535-545.
- Hesselberg, T. (2013) Web-building flexibility differs in two spatially constrained orb spiders. *Journal of Insect Behavior*, 26: 283-303.
- Levi H. W. (1980). The orb-weaver genus *Mecynogea*, the subfamily Metinae and the genera *Pachygnatha*, *Glenognatha* and *Azilia* of the subfamily Tetragnathinae north of Mexico (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 149: 1-75.
- Lobo-Segura, J. & Bolaños-Vives, F. (Eds.). (2005). *Historia Natural de Golfito*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Nentwig, W. (1983). The non-filter function of orb-webs in spiders. *Oecologia*, 58: 418- 420.
- Pasquet, A., Ridwan, A. & Leborgne, R. (1994). Presence of potential prey affects web-building in an orb-weaving spider *Zygiella x-notata*. *Animal Behaviour*, 47: 477-480.
- Peters, P. J. (1970). Orb web construction: interaction of spider (*Araneus diadematus* CL.) and thread configuration. *Animal Behavior*, 18: 478-484.
- Sandoval, C. P. (1994). Plasticity in web design in the spider *Parawixia bistriata*: a response to variable prey type. *Functional Ecology*, 8: 701-707.
- Schneider, C.A., Rasband, W. S. & Eliceiri, K.W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9: 671-675.
- Triana-Cambronero, E., Barrantes G., Cuykens, E. & Camacho, A. (2011). Function of the upper tangle in webs of young *Leucauge argyra* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Arachnology*, 39: 519-522.
- Vollrath, F., Downes, M. & Krackow, S. (1997). Design variability in web geometry of an orb-weaving spider. *Physiology and behavior*, 62, 735-743.
- Walckenaer, C. A. (1841). Histoire naturelle des insects. Aptères. *Paris*, 2: 1-549.
- Zschokke, S. (1996). Early stages of orb web construction in *Araneus diadematus* Clerk. *Revue Suisse de Zoologie*, hors série: 709-720.
- Zschokke, S. (1999). Nomenclature of the orb-web. *Journal of Arachnology*, 27: 542-546.

CUADRO 1

Correlación de Spearman entre las variables mencionadas y la inclinación de la tela de *Leucauge argyra*.

Variable	r_s	p
Número de anclajes	0.06	0.74
Distancia máxima entre anclas	0.07	0.72
Área marco/Área zona de captura	-0.49	0.02
Asimetría en eje 1	0.37	0.08
Asimetría en eje 2	0.23	0.30
Ancho del cefalotórax	0.17	0.39

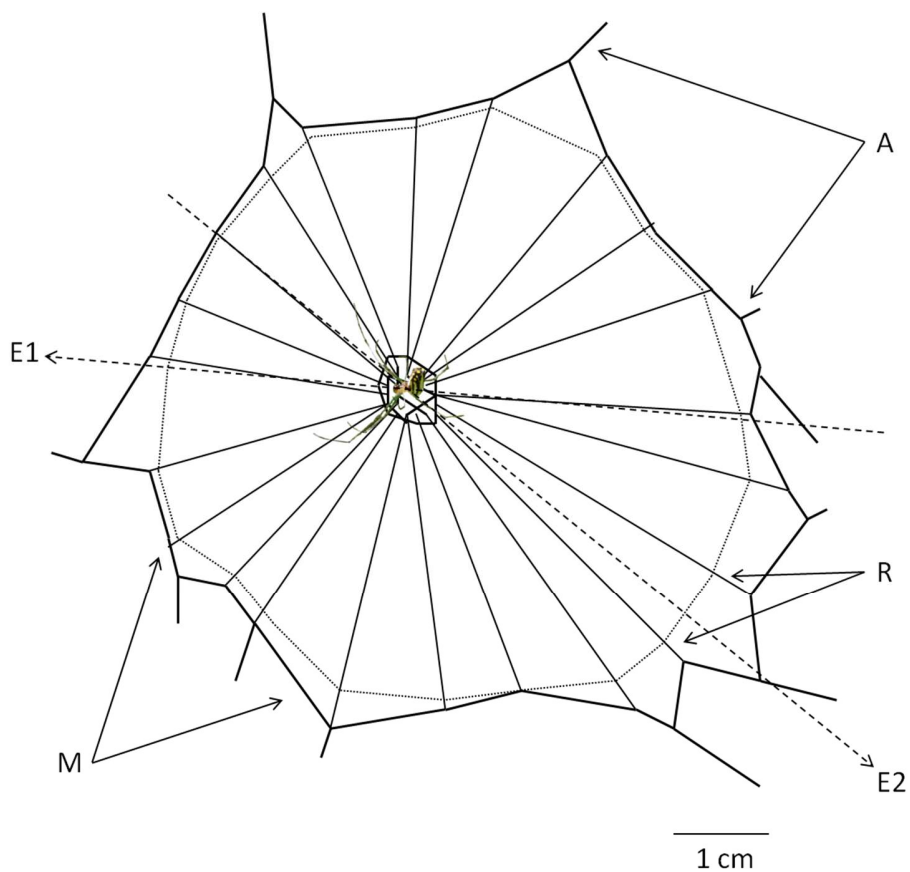


Figura1. Esquematización de una tela de *Leucauge argyra* en la que se observan los hilos de anclaje (A), marcos (M). Los ejes se muestran marcados por flechas discontinuas. El primer eje vertical (E1) se estableció según la posición de la araña y el segundo eje vertical (E2) fue establecido siguiendo el eje más alargado en la tela. Los radios más largos (R) definieron el lado considerado como inferior en el E2. La zona de captura se muestra delimitada por una línea punteada.

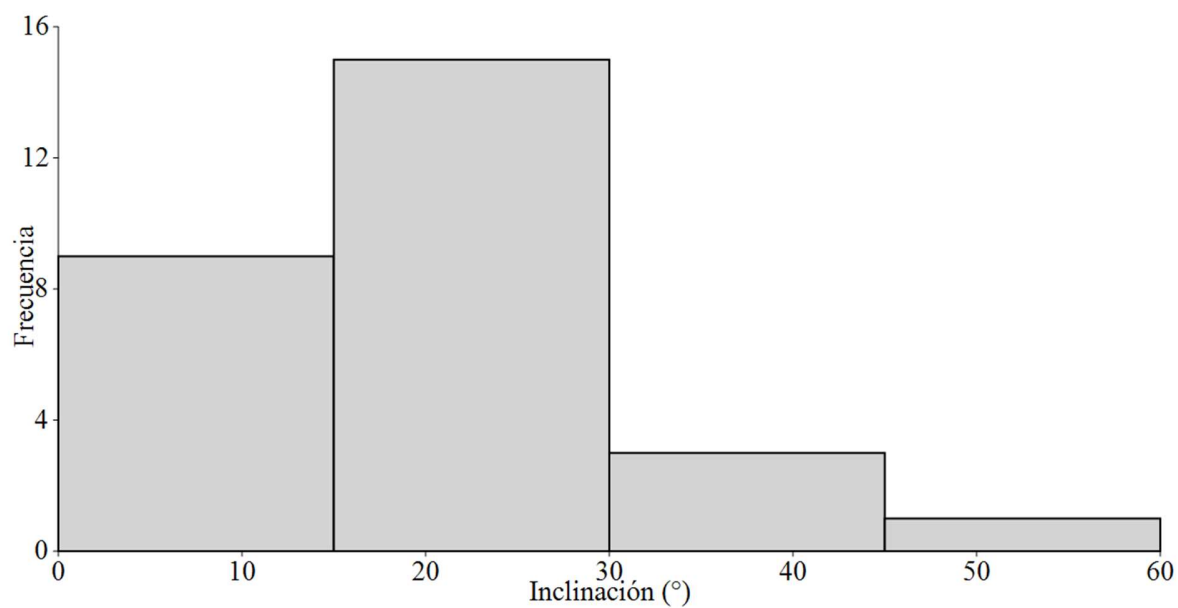


Figura 2. Frecuencia de telas de *Leucauge argyra* encontradas según la inclinación que estas presentaban.

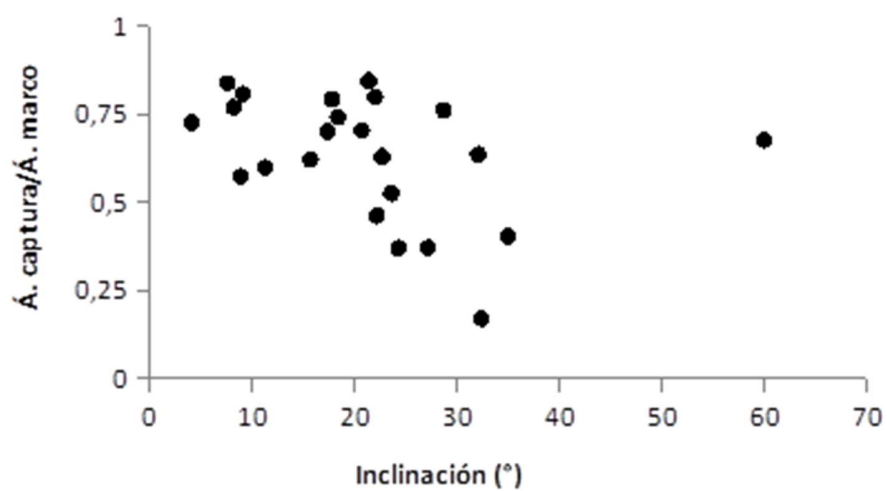


Figura 3. Relación entre la inclinación de la tela de *Leucauge argyra* y el cociente del área de captura entre el área del marco.

Relación entre el tamaño de la araña y el índice de gordura con el área de captura en telas de *Leucauge* sp. (Araneae: Tetragnathidae)

Juan Carlos Azofeifa-Solano¹

¹Maestría en Biología, Escuela de Biología, Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica; cazofeifa2@gmail.com

Coordinador: Gilbert Barrantes

Resumen: El diseño de las telas de araña puede estar relacionado con disponibilidad de presas, hábitat, tamaño y condición de la araña. La tela es una inversión energética de la araña para conseguir alimento. Este trabajo determina la relación del índice de gordura-área de captura y el tamaño de la araña-área de captura en una especie de *Leucauge*. Se tomaron fotografías de las telas y las arañas para medir el área de captura y proporciones de la araña. Se realizaron regresiones y se calculó la probabilidad de las pendientes. Los resultados de este trabajo muestran que las arañas con un bajo índice de gordura construyen telas mayores que aquellas arañas con un índice de gordura más alto. Así que las arañas que han tenido menos éxito de forrajeo invierten más en la construcción de la tela. Además se encontró que las arañas de mayor tamaño construyen telas mayores que arañas de menor tamaño. Posiblemente las arañas más grandes tienen acceso a espacios de construcción de telas más óptimos. Finalmente se discute otros posibles factores que pueden estar relacionados con el diseño de la tela.

Palabras clave: forrajeo, ley de Kleiber, equilibrio costo-beneficio, diseño de la tela.

Las arañas son un diverso grupo de artrópodos principalmente depredador (Foelix, 2010). Muchas especies construyen trampas de seda (telas) para capturar a sus presas (Rypstra, 1983), las cuales pueden ser estructuras muy complejas y diversas (Tanaka, 1989). Históricamente se propuso que el diseño de las telas estaba sujeto a características genéticas, sin embargo se ha observado que existen variaciones de las telas entre poblaciones e incluso entre individuos de una misma especie (ver Sherman, 1994).

El diseño de las telas puede estar relacionado a la disponibilidad y tipo de presas que captura, y a la estructura del hábitat donde se construye (Rypstra, 1983). Prestwich (1977), encontró que la elaboración de la tela representa la principal inversión energética diaria para las arañas. Por lo tanto el diseño de la tela está relacionado al equilibrio costo-beneficio que supone su construcción (Higgins, 1990; Sherman, 1994). Se ha observado que arañas que han experimentado un bajo éxito de forrajeo construyen telas más grandes (Higgins & Buskirk, 1992; Sherman, 1994), por lo que la necesidad de obtener energía influye en la inversión para la construcción de la tela.

La relación entre el requerimiento energético y la masa corporal ha sido ampliamente analizada y se reconoce como una tendencia general en los organismos (Kleiber, 1947; Damuth, 1981). Los animales más pequeños tienen requerimientos energéticos o tasas metabólicas mayores que aquellos más grandes (ley de Kleiber).

El género *Leucauge* es uno de los más estudiados dentro de la familia Tetragnathidae (Hormiga *et al.*, 1995), incluyendo las variaciones y ecología del diseño de la tela (Eberhard, 1988; Hénaut *et al.*, 2006). Sin embargo todavía existen algunos vacíos de información respecto a la relación del diseño de la tela con aspectos ecológicos (G. Barrantes com. pers.). El objetivo de este trabajo es determinar la relación entre el índice de gordura y el área de captura de la tela en una especie de *Leucauge*. Se espera que aquellas arañas con un menor índice de gordura construyan telas mayores que aquellas que presentan un mayor índice de gordura (Higgins & Buskirk, 1992; Sherman, 1994). Por otro lado, se va a determinar la relación entre el tamaño de la araña y el área de captura de la tela. Se espera que las arañas de menor tamaño construyan telas proporcionalmente más grandes que aquellas arañas de mayor tamaño, debido a la relación masa corporal-requerimiento energético (Kleiber, 1947).

Materiales y Métodos

Sitio de estudio: el trabajo se realizó el 11 de febrero de 2015 en una zona anegada y de crecimiento secundario dominada por poáceas (8°38'33.44"N; 83°11'20.72"W, 20 msnm) cerca de Golfito, Puntarenas, en la zona sur de Costa Rica. Esta región presenta un temperatura promedio de 27°C y precipitaciones que van desde los 3000 a 5000 mm año⁻¹ (Lobo & Bolaños, 2005).

Metodología: las telas de *Leucauge* se ubicaron entre la vegetación al lado del camino y se les espolvoreó Maizena® para facilitar la observación de los hilos. A cada tela se le colocó una escala de papel de 1 o 2 cm y se tomó una fotografía transversal al eje de la espiral pegajosa. Todas las arañas se recolectaron en etanol al 70%.

Utilizando ImageJ 1.48v (Rasband, 1997-2014) se calculó el área de captura (área comprendida dentro del borde de la espiral pegajosa, excluyendo el área del meollo). Las arañas se observaron bajo un estereoscopio y se les tomó una fotografía con escala. Las medidas del ancho de cefalotórax (AC) y abdomen (AA) se obtuvieron utilizando ImageJ (Rasband, 1997-2014). Las arañas mayores con AC mayor al promedio aritmético fueron categorizadas como grandes, mientras que las menores al promedio aritmético como pequeñas. El índice de gordura (IG) se calculó según: $IG = AA/AC$. En este trabajo se consideró que las arañas con un bajo índice de gordura posiblemente han experimentado un bajo éxito de forrajeo, en comparación a las que tienen un mayor índice de gordura.

Análisis estadístico: Para determinar la relación entre el índice de gordura y el tamaño de la tela, se realizó una regresión lineal entre el ln de IG y el ln del área de captura. Se calcularon los límites de confianza al 95% de las pendientes utilizando un análisis de bootstrap (N=1999). Se realizó una comparación de pendientes para analizar la relación entre el tamaño de la araña y el tamaño de la tela entre arañas grandes y pequeñas (Krebs, 1999). Las pruebas se realizaron utilizando PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Resultados

En total se analizaron 29 telas de *Leucauge* sp. El área de las telas varió entre 14.07 y 468.69 cm² con un promedio (\pm DE) de 156.80 ± 113.229 cm². Las arañas presentaron un promedio de 0.66 ± 0.370 (0.14-1.42) mm AC y 0.74 ± 0.406 (0.16-1.72) mm AA.

La relación entre el índice de gordura y el área de captura se muestra en la Figura 1 ($A = 1.71.92G^{-2.691}$; donde A es área de captura y G es índice de gordura. $F=9.10$, g.l.=1/27, $p=0.005$). El área de captura fue mayor en arañas con un índice de gordura menor, mientras que arañas con un índice de gordura mayor construyeron telas más pequeñas (Pendiente: -2.691, I.C.95%: -4.696 - -0.555).

En la Figura 2 se muestra la relación ancho de cefalotórax-área de captura de la tela para arañas pequeñas ($A = 33.954C^{-0.746}$; donde A es área de captura y C es ancho de cefalotórax) y arañas grandes ($A = 199.97C^{0.2495}$; donde A es área de captura y C es ancho de cefalotórax). En promedio las arañas grandes presentaron áreas de captura más grandes que las arañas pequeñas ($t=9.10$, g.l.=1/27, $p=0.02$). Sin embargo, la elevación (intersección) de la relación cefalotórax-área de captura no fue diferente entre arañas grandes y pequeñas ($t=9.10$, g.l.=7, $p=0.026$). Por otro lado, las pendientes de ambas regresiones fueron distintas ($t=1.25$; g.l.=7; $p=0.223$).

Discusión

Las arañas de *Leucauge* sp. que se analizaron en este trabajo construyeron telas proporcionalmente más grandes cuando estuvieron expuestas a un bajo éxito de forrajeo. Esto también fue observado en *Nephila clavipes* (Higgins & Buskirk, 1992) y *Larinoides cornutus* (Sherman, 1994). A pesar de que la construcción de la tela supone una gran inversión energética (Prestwich, 1977), las arañas invierten aún más energía en esta con el fin de aumentar las posibilidades de obtener alimento, tal y como supone la teoría del equilibrio costo-beneficio (Higgins, 1990; Sherman, 1994). Es posible que cuando las arañas de

Leucauge sp. capturan pocas presas, comiencen a construir telas con áreas de captura mayores para aumentar la probabilidad de captura. Sin embargo Sherman (1994), muestra que existe un umbral de desnutrición en que el tamaño de las telas comenzará a decrecer.

En este estudio las arañas de mayor tamaño construyeron telas más grandes que las arañas menores. Según la ley de Kleiber, individuos de menor tamaño tienen un requerimiento energético mayor que individuos más grandes. En base a este requerimiento energético se esperaba que las arañas de menor tamaño construyeran telas proporcionalmente mayores. Sin embargo nuestra hipótesis inicial no se cumplió. Hammerstein & Riechert (1988), discuten las “estrategias y pagos” de la territorialidad entre arañas constructoras de telas. A pesar de que en el género *Leucauge* se observa cierto grado de socialización, es posible que entre individuos de la misma especie existan diferencias en cuanto al aprovechamiento del espacio y la posición en la vegetación. Ya que la complejidad de la vegetación puede influir en el diseño de las telas (Mcnett & Lundie, 2000). Es probable que las arañas de mayor tamaño tengan acceso a espacios donde es posible la construcción de telas mayores, y que las arañas de menor tamaño se vean restringidas a espacios que no lo permiten. Sin embargo, esto necesita ser probado.

Sherman (1994) menciona que las hembras varían el diseño de la tela durante el periodo reproductivo. Así mismo, existen cambios ontogénicos en la construcción de la tela conforme las arañas van creciendo (Barrantes & Eberhard, 2010). Es posible que estos dos factores tengan influencia sobre los resultados encontrados. Sin embargo el sexo y el estadio de las arañas no se tomaron en cuenta en este trabajo.

Siguiendo en esta misma dirección, las regresiones de índice de gordura-área de captura y tamaño de la araña-área de captura mostraron coeficientes de variación bajos (0.25 y 0.18 respectivamente). Por lo tanto, existen otros factores que tienen una influencia importante sobre el tamaño de las telas, que no se incluyeron en los análisis. Además del sexo (Sherman 1994) y el estadio (Barrantes & Eberhard, 2010), se han propuesto factores como la disponibilidad y tipo de presas (Sandoval, 1994; Sherman, 1994), la complejidad estructural y espacio disponible (Tanaka, 1989; 1992; Mcnett & Lundie, 2000) que pueden influenciar el diseño de las telas.

Agradecimientos

Se agradece a Gilbert Barrantes por la coordinación de este proyecto y sus valiosos comentarios. Se le agradece a William Eberhard por sus importantes recomendaciones. Este trabajo se logró elaborar gracias a la colaboración brindada por los Coordinadores y estudiantes del curso Biología de Campo 2015 de la Escuela de Biología (UCR), sin la cual este proyecto no se hubiera podido realizar. Se agradece especialmente a Katherine Bonilla, Irene Calderón, Diego Solano y Francesca Protti por su valiosa ayuda durante el muestreo y análisis de datos.

Bibliografía

- Barrantes, G. & Eberhard, W. G. (2010). Ontogeny repeats phylogeny in *Steatoda* and *Latrodectus* spiders. *Journal of Arachnology*, 38, 485-459.
- Damuth, J. (1981). Population density and body size in mammals. *Nature*, 290, 699-700.
- Eberhard, W. G. (1988). Behavioral flexibility in orb web construction: effects of supplies in different silk glands and spider size and weight. *Journal of Arachnology*, 16, 295-302.
- Foelix, R. (Ed.) (2010). *Biology of spiders*. Oxford, Reino Unido: Oxford University Press.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 9.

- Hammerstein, P. & Riechert, S. E. (1988). Payoffs and strategies in territorial contests: ESS analyses of two ecotypes of the spider *Agelenopsis aperta*. *Evolutionary Ecology*, 4, 115-138.
- Hénaut, Y., García-Ballinas, J. A. & Alauzet, C. (2006). Variations in web construction in *Leucauge venusta* (Araneae, Tetragnathidae). *Journal of Arachnology*, 34, 234-240.
- Higgins, L. E. (1990). Variation in foraging investment during the intermolt interval and before egg-laying in the spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae). *Journal of Insect Behaviour*, 3, 773-783.
- Higgins, L. E. & Buskirk, R. E. (1992). A trap-building predator exhibiting different tactics for different aspects of foraging behavior. *Animal behaviour*, 44, 485-499.
- Hormiga, G., Eberhard, W. G. & Coddington, J. A. (1995). Web-construction behavior in Australian *Phonognatha* and the phylogeny of nepheline and tetragnathid spiders (Araneae: Tetragnathidae). *Australian Journal of Zoology*, 43, 313-364.
- Kleiber, M. (1947). Body size and metabolic rate. *Physiological reviews*, 27, 511-541.
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological Methodology*. Columbia Británica, Canadá: British Columbia University Press.
- Lobo, J. & Bolaños, F. (2005). Introducción. En J. Lobo, & F. Bolaños (Eds.). *Historia Natural de Golfito*. (pp. 13-18) Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Mcnett, B. J. & Lundie, A. (2000). Habitat selection in a large orb-weaving spider: vegetational complexity determine site selection and distribution. *Ecological Entomology*, 25, 423-432.
- Prestwich, K. N. (1977). The energetics of web-building in spiders. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 57, 321-326.
- Rasband, W. S. ImageJ. (1997-2014). United States National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, EUA. <http://imagej.nih.gov/ij/>.
- Rypstra, A. L. (1983). The importance of food and space in limiting web-spider densities; a test using field enclosures. *Oecologia*, 59, 312-316.
- Sandoval, C. P. (1994). Plasticity in web design in the spider *Parawixia bistriata*: a response to variable prey type. *Functional Ecology*, 8, 701-707.
- Sherman, P. M. (1994). The orb-web: an energetic and behavioural estimator of a spider's dynamic foraging and reproductive strategies. *Animal Behaviour*, 48, 19-34.
- Tanaka, K. (1989). Energetic cost of web construction and its effect on web relocation in the web-building spider *Agelena limbata*. *Oecologia*, 81, 459-464.
- Tanaka, K. (1992). Size-dependent survivorship in the web-building spider *Agelena limbata*. *Oecologia*, 90, 597-602.

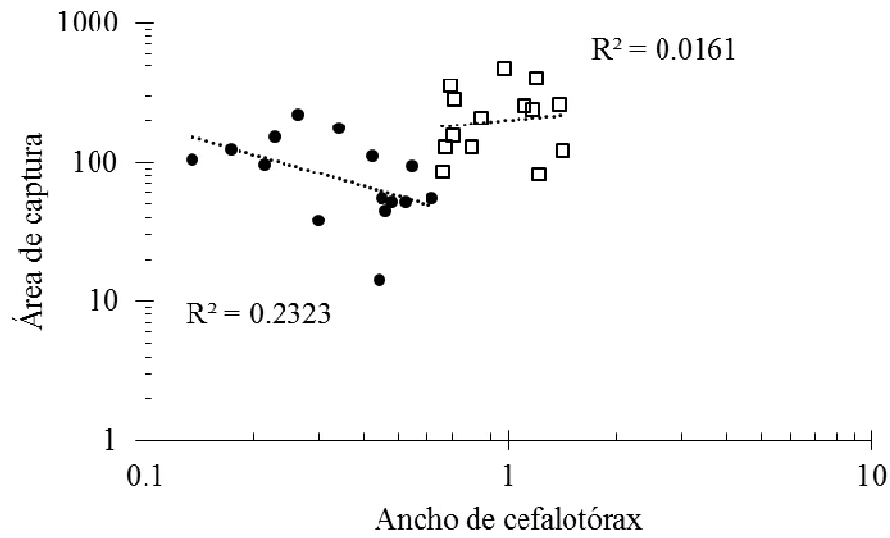


Figura 1. Regresión entre el logaritmo base 10 del índice de gordura y el logaritmo base 10 del área de captura en arañas pequeñas (círculos negros) y arañas grandes (cuadros blancos) en una especie de araña *Leucauge* sp., Costa Rica.

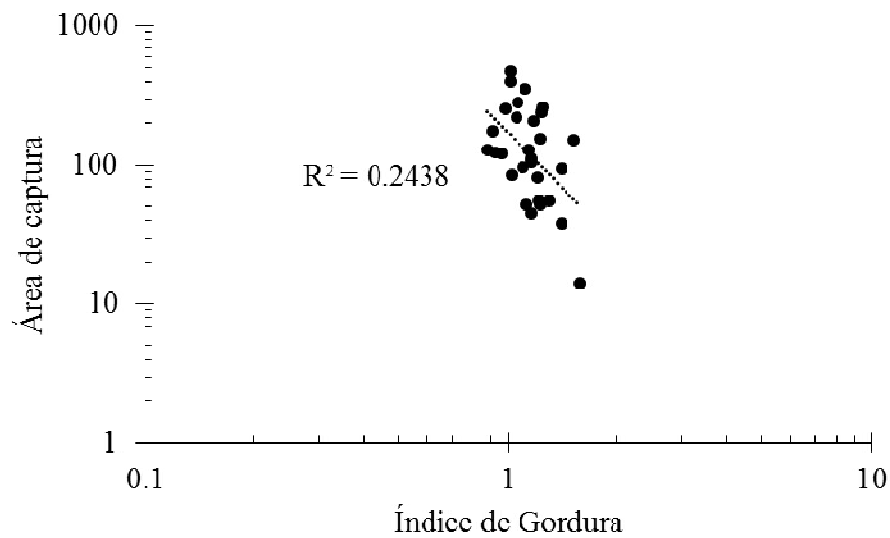


Figura 2. Regresión entre el logaritmo base 10 del ancho de cefalotórax y el logaritmo base 10 del área de captura en una especie de araña *Leucauge* sp., Costa Rica.

Relación entre la distancia de troncos caídos y la abundancia de las telas de diferentes familias de arañas de la hojarasca

Diego Solano-Brenes¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; diegosb04@gmail.com

Coordinador: William Eberhard

Resumen: La complejidad estructural del ambiente favorece el asentamiento de arañas que construyen tela. Siendo los troncos caídos componentes que aumentan esa complejidad, se quiere determinar si existe una relación entre la abundancia de telas de hojarasca y la distancia con respecto a estos, esperando que entre menor sea la distancia, mayor la densidad de telas. Se realizaron seis cuadrículas al lado de tres troncos. Dentro de estas se identificaron las telas presentes y se anotó la distancia con respecto al tronco. En telas a distancias menores de 10 cm, se anotó si estas se encontraban ancladas al tronco. Se obtuvo que tanto Pholcidae como *Mysmena* sp. son más abundantes cerca del tronco, mientras Linyphiidae presenta la menor densidad cerca del tronco. Esto se puede deber a las diferentes necesidades de anclaje de las telas. Pholcidae y *Mysmena* sp. presentaron un 100% de telas con hilos anclados al tronco cuando se encontraban a menos de 10 cm de este. Solamente se probó la hipótesis para Pholcidae y Linyphiidae. Hahniidae, probablemente porque el tronco es un recurso más accesible y necesario para estas familias.

Palabras clave: Anclaje de hilos, Araneae, Linyphiidae, Mysmenidae, Pholcidae.

Según Andrewartha y Birch (1954), la escogencia de un sitio donde habitar que realiza un animal, se basa en cuatro componentes: el clima, la presencia de alimentos, presencia de otros organismos y un sitio donde habitar. Para las arañas que construyen tela, el sitio debe presentar estructuras donde sea posible anclar los hilos (Ehmann, 1994). Por lo tanto, hábitats que presenten diversidad y abundancia de estructuras para este fin favorece el asentamiento de estos organismos (Rypstra, 1983).

Estudios han determinado que la diversidad y abundancia de plantas favorece el aumento de telas de araña (Balfour & Rypstra, 1998; Borges & Brown, 2001; Langellotto & Denno, 2004). De igual forma se probó que la complejidad de grietas aumentan la abundancia de *Araneus diadematus* (Colebourn, 1974). Así mismo, tanto la abundancia de hojarasca (Langellotto & Denno, 2004) como la distancia a troncos caídos (Ossa-Fonseca, 2008) aumentaron la densidad de ciertas familias de arañas.

Los troncos caídos y su influencia en la densidad de las arañas que construyen tela han sido poco estudiados. Solamente se ha observado que arañas de *Anapisona* sp., *Chrysometa* sp., Linyphiidae y Theridiosomatidae se encontraban agrupadas cerca de troncos, mientras que *Mysmena* sp. y Pholcidae lejos de estos (Ossa-Fonseca, 2008). Por lo tanto, este trabajo pretende determinar si existe una relación entre la abundancia de telas de hojarasca y la distancia con respecto a troncos caídos. Entonces, se espera que conforme disminuye la distancia a un tronco, aumente la abundancia de telas, pues el tronco puede proveer sitios de anclaje, puede proporcionar protección contra objetos en caída. También podría aumentar la presencia de presas, suponiendo que el tronco u otro organismo asociado proporcionen alimento para insectos.

Materiales y métodos

Sitio de estudio. El estudio se realizó el 9 de enero del 2015 a orillas de la quebrada “La Gamba”. El sitio se encuentra dentro del Parque Nacional Piedras Blancas ubicado en Golfito. Presenta una precipitación promedio de 5836 mm anuales, con un promedio de 89 días sin lluvia y 276 con lluvia por año (Weissenhofer & Huber, 2008). La temperatura anual promedio es de 28.2 °C y la humedad relativa promedio es de 88.3% (Weissenhofer & Huber, 2008).

Diseño experimental. Se muestrearon tres troncos caídos con diámetros mayores a 30 cm. Se colocaron cuadrículas de 0.5 x 2 m perpendiculares a los lados de estos. Para la construcción de las mismas, se utilizaron varas de madera marcadas cada 10 cm que se colocaron para delimitar los lados de la cuadrícula. Se obtuvieron

un total de 20 sub cuadrículas dentro de cada cuadrícula realizada. En el primer tronco se realizaron tres cuadrículas, en el segundo dos y en el último una.

Luego, se polvoreó dentro de la cuadrícula con fécula de maíz para aumentar el contraste de las telas encontradas a menos de 30 cm del suelo en cada sub cuadrícula. Estas se identificaron a familia (o género de ser posible) y se anotaba la distancia con respecto al tronco. Además, en las telas a distancias menores de 10 cm con respecto al tronco, se identificó si estas se anclaban al tronco. Este muestreo se realizó de los 2 m a 0 m para evitar dañar las telas dentro de la cuadrícula. Así mismo, luego de tomar los datos de las telas, se colectaron todas las arañas que fueron posibles.

Análisis de datos. Se agruparon las telas de Linyphiidae y Hahniidae pues en el campo no fue posible diferenciarlas. Para conocer la relación entre la abundancia de los distintos tipos de tela y la distancia promedio al tronco caído (se promediaron las sub cuadrículas que se encontraban a la misma distancia del tronco dentro de las seis cuadrículas), se transformaron los datos de abundancia por familia y la distancia promedio con respecto al tronco, utilizando logaritmo natural. También se realizó una prueba G para determinar si el anclaje de hilos es independiente del grupo de arañas.

Resultados

Se encontraron telas de Theridiosomatidae, *Chrysometa* sp (Araneidae), *Mysmena* sp (Mysmenidae), Theridiidae, Linyphiidae-Hahniidae, Anapidae y Pholcidae. En total, se observaron 196 telas de araña distribuidas entre los 8 taxones anteriores, más aquellas que no fueron posible identificar. Linyphiidae-Hahniidae fueron las más abundantes, mientras que telas de *Chrysometa* sp. fueron las más escasas (Figura 1). La abundancia de telas fue de 32.8 ± 14.5 (promedio \pm desviación estándar) ind/m². Las telas de Theridiosomatidae, Linyphiidae-Hahniidae y las de Pholcidae se encontraron en todas las cuadrículas, mientras que las de Anapidae y Theridiidae solo en tres y las de *Chrysometa* solamente en una.

La abundancia tanto en Pholcidae ($F_{1, 18}=13.68$, $p<0.05$; Figura 2) como en *Mysmena* sp. ($F_{1, 18}=6.54$, $p=0.02$; Figura 3) disminuyó conforme aumentó la distancia con respecto al tronco. Por otro lado, Theridiosomatidae ($F_{1, 18}=1.45$, $p=0.24$; Figura4) y Linyphiidae-Hahniidae ($F_{1, 18}=2.45$, $p=0.15$; Figura5) no presentaron cambios en su abundancia.

Con respecto al anclaje de los hilos, todas las telas de Pholcidae, *Mysmena* sp, Theridiidae, *Chrysometa* sp. y Anapidae, a menos de 10 cm del tronco, presentaron hilos de soporte en contacto con el tronco (Figura6). Mientras que Linyphiidae-Hahniidae y Theridiosomatidae en su mayoría no se anclaron ($G: 20.57$, $g.l.=6$, $p=0.002$; Figura 6).

Discusión

Se pudo observar durante la toma de datos que la variabilidad de telas alrededor del tronco se relacionaba con la cantidad de hojarasca y plántulas en las cercanías. Conforme aumentaban estos dos componentes, era posible observar más telas. Esto coincide con lo descrito por Langelotto y Denno (2004), pues indicaban que la complejidad estructural de los habitats debido a la presencia y diversidad de hojarasca en el suelo favorece el asentamiento de arañas que construyen tela. Incluso argumenta que la disminución de esta complejidad reduce la presencia de arañas. También Roversii (2005) encontró una relación positiva entre la abundancia de *Modisimus dominical* (Pholcidae) y la cantidad de plántulas presentes.

Por la estructura de las telas de Pholcidae y *Mysmena* sp se pudo favorecer el aumento de la abundancia cerca de los troncos. En cuanto a la tela de Pholcidae, las arañas agregan una red de hilos de soporte en la parte superior de la plancha que le da la forma de domo y proporciona el sostén necesario (Herberstein & Tso, 2011). Mientras que *Mysmena* sp. construye telas tridimensionales con radios hacia todas las direcciones (Eberhard, 1986). Estos dos tipo de telas tienen hilos que requieren de puntos de anclaje sobre la tela, lo que puede explicar que se hayan encontrado más telas a menos de 10 cm del tronco, pues este puede satisfacer la necesidad de sitios para anclar los hilos de soporte.

Al contrario, las telas de Linyphiidae-Hahniidae y Theridiosomatidae observadas en el campo no requerían de puntos de anclaje altos, debido a su forma y tamaño. Las telas de Linyphiidae son planchas simples o dobles con hilos no pegajosos en su mayoría (Herberstein & Tso, 2011). Mientras que las telas de Theridiosomatidae son principalmente orbiculares y con un hilo perpendicular que se adhiere al centro de la misma, cuando la araña lo tensa, provoca que la tela tome forma de cono (Coddington, 1986). Rypstra (1983) observó que al aumentar la cantidad de sustratos (cajas), la densidad de Linyphiidae no aumentó tanto como en Theridiidae y Araneidae. Esto quizá, porque el sustrato (caja o tronco caído), no son necesarios para la construcción de sus telas. Incluso los troncos podrían ser un problema al evitar que las hojas que caen, se acumulen cerca y bajo de este.

Los resultados de este trabajo son completamente opuestos a los obtenidos por Ossa-Fonseca (2008). Él argumenta que sus resultados se pueden deber a interacciones competitivas, condiciones ambientales o preferencias por micrositios. Sin embargo, su división de la cuadrícula fue muy amplia, proporcionalmente al tamaño de las telas, lo que pudo ocultar la cantidad real de telas cercanas al tronco. Además la variación en cuanto a hojarasca y plántulas pudo favorecer las diferencias de los resultados (Roversii, 2005).

A modo de conclusión, lo predicho se cumplió solamente para Pholcidae y *Mysmena* sp. La abundancia de estas arañas cerca de los troncos caídos podría deberse a la disponibilidad de sitios de anclaje altos que son importantes en el soporte de la estructura de sus telas. La poca fijación y abundancia cerca de los troncos caídos por parte de Linyphiidae y Hahniidae y Theridiosomatidae podría ser causa de la poca accesibilidad y relevancia de este recurso para estas arañas.

Agradecimientos

A Don William Eberhard por la idea y coordinación del trabajo, a mis compañeros de grupo Juan Carlos Azofeifa-Solano, Katherine Bonilla-Badilla, Irene Calderón-Sanou y Francesca Protti-Sánchez por el trabajo en el campo y procesamiento de los datos.

Bibliografía

- Andrewartha, H. G. & Birch, L. V. (1954). *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press.
- Balfour, R. A. & Rypstra, A. L. (1998). The influence of habitat structure on spider density in a no-till soybean agroecosystem. *American Arachnological Society*, 26(2), 221–226.
- Borges, P. A. & Brown, V. K. (2001). Phytophagous insects and web-building spiders in relation to pasture vegetation complexity. *Ecography*, 24(1), 68–82.
- Coddington, J. A. (1986). *The genera of the spider family Theridiosomatidae*. Washington, EEUU: Smithsonian Institution Press.
- Colebourn, P. H. (1974). The influence of habitat structure on the distribution of *Araneus diadematus* Clerck. *Journal of Animal Ecology*, 43(2), 401–409.
- Eberhard, W. G. (1986). Web-building behavior of anapid, symphytognathid and mysmenid spiders (Araneae). *Journal of Arachnology*, 14(3), 339–356.
- Ehmann, W. J. (1994). Spider habitat selection : an experimental field test of the role of substrate diameter. *Journal of Arachnology*, 22, 77–81.
- Herberstein, M & Tse, I. (2011). Spider webs: evolution, diversity and plasticity (pp. 57-97). En M Herberstein (Ed.). Nueva York, EEUU: Cambridge University Press.

- Langellotto, G. A., & Denno, R. F. (2004). Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: A meta-analytical synthesis. *Oecologia*, 139, 1–10.
- Ossa-Fonseca, S. (2008). ¿Dónde construyen las arañas sus telas cerca o lejos del tronco? En F. Bolaños, J. Lobo & E. Chacón. (Eds.) *Curso Biología de Campo* (pp. 101-103). San José, Costa Rica: Universidad de Costa Rica.
- Roverssi, M. (2005). Efecto de la vegetación en la distribución de las telas de *Modisimus dominical* (Araneae, Pholcidae). En F. Bolaños & R. Cordero. *Curso Biología de Campo* (pp. 221-224). San José, Costa Rica: Universidad de Costa Rica.
- Rypstra, A. L. (1983). The importance of food and space in limiting web-spider densities; a test using field enclosures. *Oecologia*, 59(2), 312–316
- Weissenhofer, A. & Huber, W. (2008). The climate of the Esquinas rainforest. En. A. Weissenhofer, W. Huber, V. Mayer, S. Pamperl, A. Weber & Aubrecht (Eds.). *Natural and cultural history of the Golfo Dulce region, Costa Rica* (pp. 59-62). Austria: Stapfia 88.

Efecto del paisaje sobre la escogencia de sitio y la densidad de las arañas de hojarasca en un bosque tropical húmedo en regeneración, Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica*

Juan Ignacio Abarca-Odio¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; jiao24@gmail.com

Coordinador: William Eberhard.

Resumen: La competencia ocurre siempre y cuando la disponibilidad de recursos esenciales se vea limitada por la presencia de más de un organismo. La selección de sitio para la construcción de la tela de las arañas juega un papel vital sobre la obtención de recursos para estas y puede ser determinante sobre la abundancia de un grupo. En el presente trabajo se pretende probar que las arañas de hojarasca seleccionan sitios similares, o no, para construir nuevas telas, dependiendo de la complejidad estructural de su tela. En seis cuadrículas ubicadas en la hojarasca de La Gamba, Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica se identificó las arañas presentes y se registró su posición en forma de coordenadas (x, y) en seis cuadrículas en dos días diferentes. En cada una, el primer día se destruyeron todas las telas, y a día siguiente se volvió a ubicar identificar las telas presentes; así se comparó la distribución de individuos encontrados cada día, la cantidad de ejemplares no capturados el primer día y de arañas que reusó el sitio. Hubo dos criterios de escala espacial para determinar si la araña estaba usando el mismo sitio, uno estricto y uno ampliado. Las familias Hahniidae-Linyphiidae ocuparon nuevos sitios para hacer de nuevo su tela según el criterio estricto, sin embargo, Pholcidae y Theridiosomatidae si presentaron la tendencia a mantenerse en el mismo lugar de su tela anterior. Al considerar el sitio ampliado, las tres familias reutilizan los sitios. La cantidad de arañas no varió de un día a otro, ni en total ni en cada familia, lo que apoya la teoría de que hay tantas arañas como los recursos lo permiten.

Palabras clave: Microhábitat, denso-dependencia, selección de sitio, competencia, recursos limitantes.

La competencia ocurre siempre y cuando la disponibilidad de un recurso se vea limitada por la presencia de más de un organismo, sin embargo, numerosos estudios han demostrado que la subdivisión del hábitat puede permitir la coexistencia estable de varios taxones (Coile, 1981; Holt, 1984; Wilson & Yoshimura, 1994; McPeck, 1996; Martin, 1998; Lapinski & Tschapka, 2013). Aquellos grupos que utilizan los mismos recursos suelen estar segregados por distintos usos del hábitat, y cuando los hábitats se traslapan puede haber especializaciones que permitan la utilización de diferentes microhábitats (Tilman, 1994; Wagner *et al.*, 2003, Lapinski & Tschapka, 2013).

La hojarasca en un bosque secundario presenta una gran complejidad estructural, permitiendo la creación de varios microhábitats determinantes en la presencia o ausencia de algunos grupos, entre ellos las arañas (Wagner *et al.*, 2003). En la hojarasca, las arañas deben competir por recursos como la abundancia de presas, la posibilidad de encontrar parejas y la protección contra depredadores, así como encontrar un sitio donde los factores abióticos como la humedad, la temperatura y la disponibilidad de sitios de anclaje para las telas sean óptimos (Wise, 1995). Una tela puede ser unidimensional, bidimensional o tridimensional, como también pegajosa o no; construida a base de líneas simples de hilo o de auténticas marañas del mismo (Vollrath, 1992). Esta gran variabilidad es la culpable de que algunos grupos de arañas prácticamente podrían construir su tela donde sea, mientras que aquellos cuyas telas son más complejas y especializadas, necesitan sitios con características específicas para construirlas (Soto, 2003).

* El estudiante responsable no concluyó la etapa de revisiones de este informe. Todos los errores y carencias que presente son responsabilidad de quien lo escribe.

Lo anterior sugiere que las arañas de un mismo grupo podrían tener preferencia por el microhábitat que les provea mayor cantidad de recursos y que mejor les permita explotarlos, por ende una cantidad limitada de microhábitats podría limitar el crecimiento poblacional del grupo que dependa de ellos. Para comprobar lo anterior, los objetivos del presente trabajo son determinar si existe preferencia de sitios para la construcción de telas y si la disponibilidad de sitios para construir telas es un factor limitante sobre la densidad poblacional de las arañas de tela en la hojarasca. Se predice que las arañas con telas más complejas y/o necesidades más específicas tendrán preferencia hacia cierto tipo de sitios y que la cantidad de sitios disponibles limita el crecimiento poblacional.

Materiales y métodos

Sitio de estudio: El estudio fue llevado a cabo los días 9 y 11 de enero del 2015 en los alrededores de la quebrada La Gamba, Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. El sitio de estudio es un bosque tropical húmedo secundario, con temperatura promedio anual de 26° C, una mínima promedio de 21° C y una máxima de entre 29° y 32° C. Presenta alta humedad y precipitación anual máxima de 5.500 mm (Lobo & Bolaños, 2005).

Fase experimental: El primer día se ubicaron tres troncos caídos alrededor de los cuales se colocó seis cuadrículas perpendiculares de 2 m x 50 cm, divididas en cuadrantes de 10x10 cm. Tres de estas se ubicaron en un tronco, dos en un segundo tronco y una en el tercero. Se esparció fécula de maíz sobre la cuadrícula para facilitar la ubicación de las telas y se inició la búsqueda desde la parte distal de la misma al tronco y en dirección hacia la parte proximal. Se identificaron las arañas presentes a menos de 30 cm de altura sobre el suelo, por medio de la forma de su tela, a nivel de familia (Hahniidae y Linyphiidae como un solo grupo, porque sus telas son prácticamente iguales), y se registró su ubicación en los cuadrantes en forma de coordenadas (x, y). Posteriormente, se extrajo a todas aquellas arañas que se logró capturar (anotando su cantidad, posición y familia a la que pertenecieron) para dejar sitios disponibles para la construcción de nuevas telas. Además, se destruyeron todas las telas para no reencontrarlas el segundo día y para asegurar que tanto las arañas que permanecieron en la cuadrícula como las que llegarán tuvieran que elegir un sitio para construir. El segundo día se repitió el proceso de búsqueda, identificación y registro en las cuadrículas, pero no se intentó capturar a las arañas, ni se destruyeron sus telas.

Se usaron dos criterios de escala espacial para determinar si un sitio estaba siendo reutilizado: mismo sitio estricto (MSE) en el que se consideró repetición solamente si ambos días había arañas de la misma familia en el mismo cuadrante de 10 cm², y mismo sitio ampliado (MSA) si el segundo día estaban en el mismo cuadrante o uno de los adyacentes al él. Con los datos obtenidos se realizaron mapas de la ubicación de las telas de araña para compararlos entre días.

Análisis estadístico: Algunas de las familias fueron muy escasas por lo que solamente se trabajó con Hahniidae-Linyphiidae, Theridiosomatidae y Pholcidae. Para dichas familias se determinó la cantidad de individuos por cuadrante para cada día, de individuos no capturados y de individuos que, el segundo día, reutilizó sitios anteriormente ocupados por otros de su mismo taxón.

Los análisis descritos a continuación fueron realizados una vez considerando el MSE y otra el MSA: Se calculó el porcentaje de individuos no capturados que reutilizó el mismo sitio, ya que estos fueron considerados el mejor estimador de las arañas presentes en la parcela (dada la imposibilidad de medir migración durante el estudio). Se realizaron pruebas U de Mann-Whitney a cada familia para determinar si las medianas de uso y no uso difieren entre sí y un Chi cuadrado de homogeneidad para saber si la frecuencia de uso y no uso son similares entre cuadrículas. Finalmente, se hizo prueba de Wilcoxon entre la cantidad de individuos en la cuadrícula el primer y segundo muestreo a cada familia y al total general de arañas para determinar si existen diferencias entre ambos días.

Resultados

El primer día se ubicó un total de 176 telas de las cuales se capturó 55 arañas (121 fueron dejadas en los cuadrantes) y el segundo día se encontró 164 telas. Considerando el MSE, 15 sitios fueron reutilizados, mientras que 42 lo fueron de acuerdo al MSA; lo anterior representa, respectivamente, 12.40 y 34.71% del total de arañas dejadas en el sitio en día 1 (Cuadro 1).

Al considerar el MSE (Cuadro 1) como criterio de selección de sitio, Hahniidae-Linyphiidae presentó diferencias entre las medianas de uso y no uso de las cuadrículas, ($U=0$, $N=6$, $p=0.005$; Figura 1), mientras que Theridiosomatidae ($U=12.5$, $N=6$, $p=0.411$; Figura 2) y Pholcidae ($U=6.5$, $N=6$, $p=0.070$; Figura 3) presentan similitudes. La tendencia de no utilizar el mismo sitio ambos días es similar entre los cuadrantes ocupados por Hahniidae-Linyphiidae ($X^2=4.66$, g.L.=5, $p=0.459$), pero Theridiosomatidae ($X^2=14$, g.L.=5, $p=0.002$) y Pholcidae ($X^2=14$, g.L.=5, $p=0.016$) reocupan algunos cuadrantes con mayor frecuencia que otros. Los porcentajes de reutilización de Hahniidae-Linyphiidae, Theridiosomatidae y Pholcidae en el MSE fueron 9.33, 22.22 y 30.77%, respectivamente.

Si en cambio se considera el MSA, (Cuadro 1) como criterio de selección de sitio, ahora tanto Hahniidae-Linyphiidae ($U=9.5$, $N=6$, $p=0.195$; $X^2=10.61$, g.L.=5, $p=0.060$; Figura 4) Theridiosomatidae ($U=12.00$, $N=6$, $p=0.351$; $X^2=10.04$, g.L.=5, $p=0.091$; Figura 5) y Pholcidae ($U=16.5$, $N=6$, $p=0.867$; $X^2=5.97$, g.L.=5, $p=0.309$; Figura 6) presentan tanto medianas similares entre uso y no uso de los mismos sitios, como una proporción similar en la reocupación de los cuadrantes. Los porcentajes de reutilización de Hahniidae-Linyphiidae, Theridiosomatidae y Pholcidae en el MSA fueron 34.67, 22.22 y 69.23%.

Hahniidae-Linyphiidae ($W=11$, $N=6$, $p=0.105$), Theridiosomatidae ($W=12$, $N=6$, $p=1.219$), Pholcidae ($W=15$, $N=6$, $p=0.344$), y el total de arañas ($W=12$, $N=6$, $p=0.315$) presentaron medianas de individuos similares entre un día y otro (Figura 7), por lo que los recursos son determinantes en la densidad poblacional de las arañas estudiadas.

Discusión

Según las observaciones realizadas en el campo, Pholcidae hace las telas más grandes, seguida por Hahniidae-Linyphiidae y Theridiosomatidae construye las telas más pequeñas. Es importante tener más de un criterio de selección espacial para determinar si hubo reutilización de sitio ya que la variedad de formas y tamaños de las telas, así como los recursos específicos que cada microhábitat es capaz de proveer, provocan que los sitios adecuados para cada familia se encuentren a diferentes longitudes uno del otro (Vollrath, 1992; Soto, 2003; Cepeda & Florez, 2007). De esta forma, los sitios adecuados para una tela grande y tridimensional estarían más distanciados entre sí que aquellos adecuados para otra pequeña y bidimensional; por lo que el MSE sería adecuado para la segunda (ya que movimientos cortos implican sitios nuevos) y el MSA para la primera (en la que hacen falta desplazamientos mayores para cambiar de sitio).

Los miembros del grupo Hahniidae-Linyphiidae construyen láminas bidimensionales horizontales pequeñas, a veces con maraña (Stenchly et al., 2011; Eberhard com. pers., 2015, Figura 8). El tamaño de sus telas difícilmente supera el área del MSE, pero es suficientemente grande para considerar el MSA, lo cual genera confusión respecto a qué criterio debe utilizarse. Coyle (1981), postula que los disturbios en la hojarasca tienen un efecto sobre la densidad y abundancia de las arañas tejedoras, por lo que es poco probable que reutilicen el mismo sitio cuando son perturbadas o su tela es destruida. Sin embargo, los factores ambientales y los recursos disponibles en ese microhábitat podrían hacer a algunas arañas permanecer en lugares relativamente cercanos para aprovechar el microclima presente (Wise, 1995; Lapinski & Tschapka, 2013).

Así, aunque no hay diferencia entre las medianas de uso y no uso al considerar el MSA, sí la hay con el MSE; en otras palabras, deben desplazarse algo más que el MSE pero no necesariamente tanto como el MSA para encontrar nuevos sitios. Lo anterior apoya la idea de que la simpleza de las telas de

Hahniidae-Linyphiidae les confiere una mayor facilidad para encontrar nuevos hogares en una escala espacial mayor al MSE.

A pesar de que ambos criterios de selección espacial apoyan que hay preferencia por los mismos sitios en Theridiosomatidae, considerar el MSE también permite ver que existen diferencias en la proporción con que utiliza cada cuadrícula. El reducido movimiento de los teridiosomátidos de hojarasca se explica principalmente por el pequeño tamaño de las redes orbiculares que construyen. La tendencia de usar unos sitios más que otros es debida a que pegan un hilo en el meollo y se ubican en algún sitio cercano, tensando la red hacia ellas y soltándola al pasar una posible presa voladora, por lo que necesitan cierta especificidad estructural en el sustrato al que adhieren su tela (Coddington & Valerio, 1980; Coddington, 2005; Eberhard com. pers., 2015; Figura 9).

Aunque estas telas son usualmente más grandes que el MSE, el caso de Pholcidae es parecido al de los teridiosomátidos: ambos criterios de selección de sitio indican similitudes en las medianas de uso y no uso, pero el MSE permite apreciar la diferencia en la proporción de utilización de cada sitio. Similarmente, como los fólcidos hilan telas tridimensionales ocasionalmente mayores a 10 cm de diámetro en forma de domo, que usualmente están en contacto con una o más superficies a su alrededor que les proporcionan refugio y soporte, necesitan de sitios bastante específicos para tejer (Huber, 1997; Eberhard com. pers., 2015, Figura 10).

Hilar telas constituye la mayor parte del gasto energético diario de una araña y el coste energético será proporcional a la cantidad total de hilo presente en ellas (Lubin, 1973; Tanaka, 1989; Teus, 2012). La necesidad de los teridiosomátidos de tener desde dónde tensar su tela para cazar (Eberhard, 1986, 1989), así como las telas más grandes y complejas de Pholcidae que requieren más espacio horizontal y una estructura verticalmente dispuesta sobre ellas a la cual puedan adherirse los hilos que le dan su característica forma de cúpula (Eberhard, 1992; Escalante, 2013, no solo implican un mayor costo energético, sino también dificultan la posibilidad de encontrarsitios adecuados para su construcción. Se sabe que entre más necesidades sean suplidas por el sitio en que construye la tela, mayor preferencia mostrará una especie hacia sitios similares y las arañas los buscarán para construir nuevas telas (Kronk & Riechert, 1979). Por eso, a pesar de los disturbios provocados en la hojarasca, algunas arañas prefieren volver a construir su tela en el mismo lugar antes de desplazarse a la deriva y gastar su energía en la búsqueda de un nuevo sitio que podría resultar demasiado lejano y menos ventajoso que el original. Dado que el número de individuos por cuadrícula entre días fue similar para cada familia y para el total de arañas, existe una cantidad máxima aproximada soportada por los recursos de la cuadrícula (Uetz, 1979; Mcnett & Rypstra, 2000). Esta presión parece ser más fuerte en Theridiosomatidae y Pholcidae debido a la especificidad de sitio que requieren sus telas, sin embargo, Hahniidae-Linyphiidae y las otras familias también se ven afectadas no solo por el sitio para la construcción de tela, sino también por la competencia por los otros recursos de la cuadrícula.

A modo de conclusiones se determinó que Hahniidae-Linyphiidae presenta reutilización considerando el MSA que responde al microhábitat presente, sin embargo no reutiliza exactamente el MSE gracias a los disturbios y posibles cambios estructurales que se dieron en la hojarasca. Por su parte, Pholcidae y Theridiosomatidae parecen reutilizar el mismo sitio según ambos criterios, pero se toma el MSE como adecuado ya que la complejidad estructural y requerimientos para la percha de ambas redes dificultan la posibilidad de divagar en busca de sitios más alejados. La similitud entre las cantidades de arañas dejadas en la cuadrícula y las encontradas el segundo día indica que la disponibilidad de sitios para construir telas es un factor limitante sobre la densidad poblacional de las arañas de tela en la hojarasca.

Es recomendable repetir el estudio marcando a cada individuo no capturado en la cuadrícula, para poder medir mejor la migración. También medir cuáles grupos están usando sitios anteriormente usado por arañas de grupos distintos, para medir la competencia en función de la cantidad de sitios disponibles. Finalmente, los individuos capturados podrían introducirse en experimentos *ex-situ* en los que se

introduzcan en ambientes con hojarasca homogénea, para ver el efecto reducción de sitios adecuados sobre las interacciones intra e intergrupales.

Agradecimientos

Gilbert Barrantes, Jeffrey Sibaja, Federico Bolaños, William Eberhard, Mauricio Fernández y los compañeros del curso que participaron tanto en la toma de datos como en los análisis posteriores para la presentación.

Bibliografía

- Cepeda, J., & Florez, E. (2007). Arañas tejedoras: uso de diferentes microhábitats en un bosque andino de Colombia. *Revista ibérica de arcnología*, 14, 39-48.
- Coddington, J., & Valerio, C. G. (1980). Observations on the web and behavior of *Wendilgarda* spiders (Araneae: Theridiosomatidae). *Psyche: A Journal of Entomology*, 87(1-2), 93-105.
- Coddington, J.A. (2005). En Ubick, D., P. Paquin, P.E. Cushing, and V. Roth (eds). Spiders of North America: an identification manual. American Arachnological Society. 377 pages.
- Coyle, F. A. (1981). Effects of clearcutting on the spider community of a Southern Appalachian forest. *Journal of Arachnology*, 9, 285-298.
- Eberhard, W. G. (1986). Ontogenetic changes in the web of *Epeirotypus* sp.(Araneae, Theridiosomatidae). *The Journal of Arachnology*, 14(1), 125-128.
- Eberhard, W. G. (1989). Niche expansion in the spider *Wendilgarda galapagensis* (Araneae, Theridiosomatidae) on Cocos Island. *Revista de Biología Tropical*, 37(2), 163-168.
- Eberhard, W. G. (1992). Web construction by *Modisimus* sp.(Araneae, Pholcidae). *Journal of Arachnology*, 20(1) 25-34.
- Escalante, I. (2013). Ontogenetic and sexual differences in exploration and web construction in the spider *Physocyclus globosus* (Araneae: Pholcidae). *Arachnology*, 16(2), 61-68.
- Holt, R. D. (1984). Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist*, 377-406.
- Huber, B. A. (1997). The pholcid spiders of Costa Rica (Araneae: Pholcidae). *Revista de Biología Tropical*, 45(4), 1583-1634.
- Kronk, A. E., & Riechert, S. E. (1979). Parameters affecting the habitat choice of a desert wolf spider, *Lycosa santrita* Chamberlin and Ivie. *Journal of Arachnology*, 7, 155-166.
- Lapinski, W., & Tschapka, M. (2013). Habitat use in an assemblage of Central American wandering spiders. *The Journal of Arachnology*, 41(2), 151-159.
- Lobo, J., & Bolaños, F. (2005). *Historia natural de Golfito*. Heredia, Costa Rica: Editorial INBio.
- Martin, T. E. (1998). Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive?. *Ecology*, 79(2), 656-670.
- Mcnett, B. J., & Rypstra, A. L. (2000). Habitat selection in a large orb-weaving spider: vegetational complexity determines site selection and distribution. *Ecological Entomology*, 25(4), 423-432.
- McPeck, M. A. (1996). Trade-offs, food web structure, and the coexistence of habitat specialists and generalists. *American Naturalist*, S124-S138.

- Soto, V. (2003). Fidelidad y preferencia de sitios para la construcción de telas en arañas de la hojarasca. *Presentación del Curso Biología de Campo*, 118.
- Stenchly, K., Clough, Y., Buchori, D., & Tschardtke, T. (2011). Spider web guilds in cacao agroforestry—comparing tree, plot and landscape-scale management. *Diversity and Distributions*, 17(4), 748-756.
- Teus-Fernández, J. (2012). *Modelado de la tela de araña y análisis de su comportamiento frente a impacto* (Tesis de grado). Madrid, España: Universidad Carlos III de Madrid.
- Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75(1), 2-16.
- Wilson, D. S., & Yoshimura, J. (1994). On the coexistence of specialists and generalists. *American Naturalist*, 692-707.
- Wise, D. H. (1995). *Spiders in ecological webs*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.

CUADRO 1

Resultados generales del conteo de arañas, según familia o género, en la quebrada La Gamba, Golfito, Costa Rica.

Taxón	Capturadas	No capturadas	Reusó MSE	No reusó MSE	Reusó MSA	No reusó MSA
Anapidae	4	4	0	5	1	4
C	2	0	0	0	0	0
Hahniidae-						
Linyphiidae	9	75	7	69	26	50
Mysmena sp.	10	4	0	11	1	10
Pholcidae	16	13	4	22	9	17
Pronous	0	0	0	2	0	2
Theridiidae	1	7	0	23	1	22
Theridiosomatidae	13	18	3	18	4	17
Total	55	121	14	150	42	122

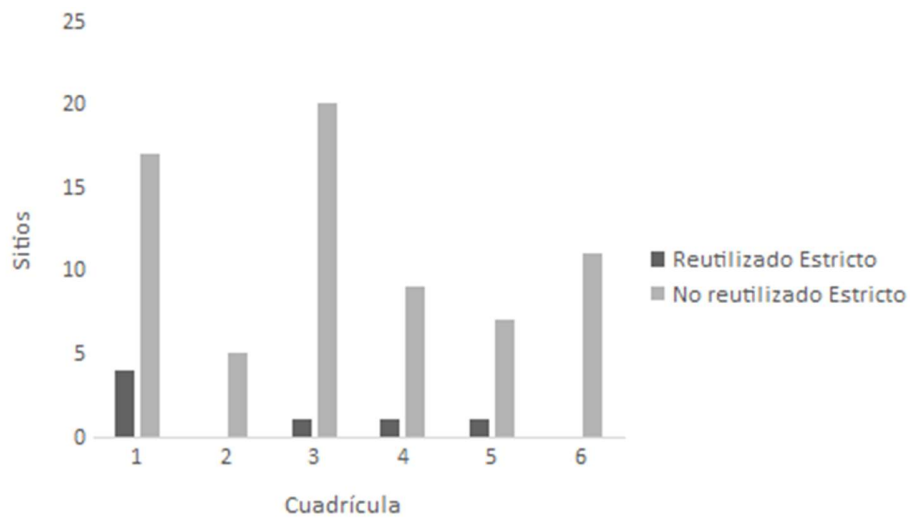


Figura 1. Relación entre arañas no capturadas y arañas que repiten el mismo sitio (MSE) para el grupo Hahniidae-Linyphiidae dentro de cada cuadrícula en Golfito, Costa Rica.

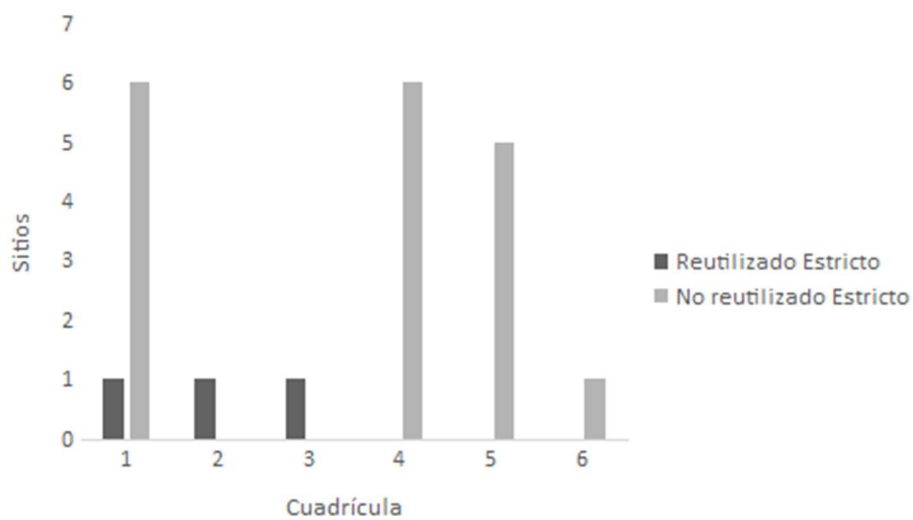


Figura 2. Relación entre arañas no capturadas y arañas que repiten el mismo sitio (MSE) para la familia Theridiosomatidae dentro de cada cuadrícula en Golfito, Costa Rica.

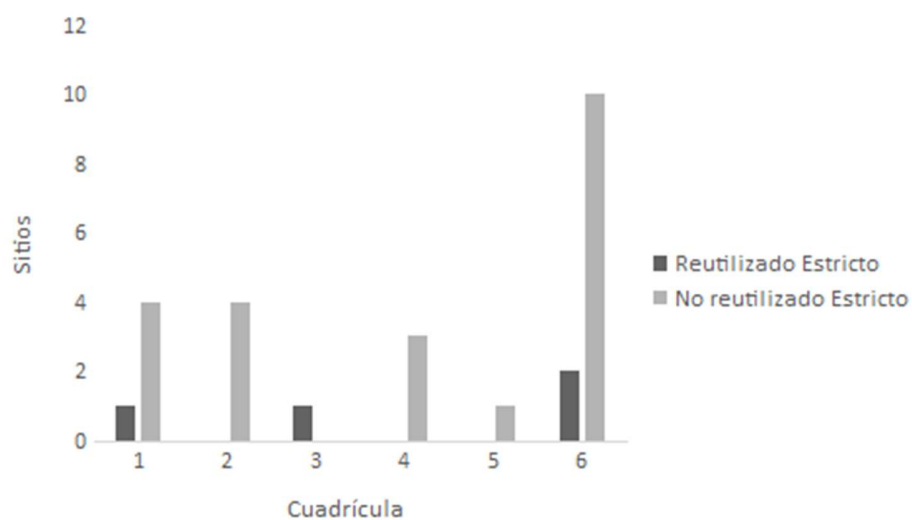


Figura 3. Relación entre arañas no capturadas y arañas que repiten el mismo sitio (MSE) para la familia Pholcidae dentro de cada cuadrícula en Golfito, Costa Rica.

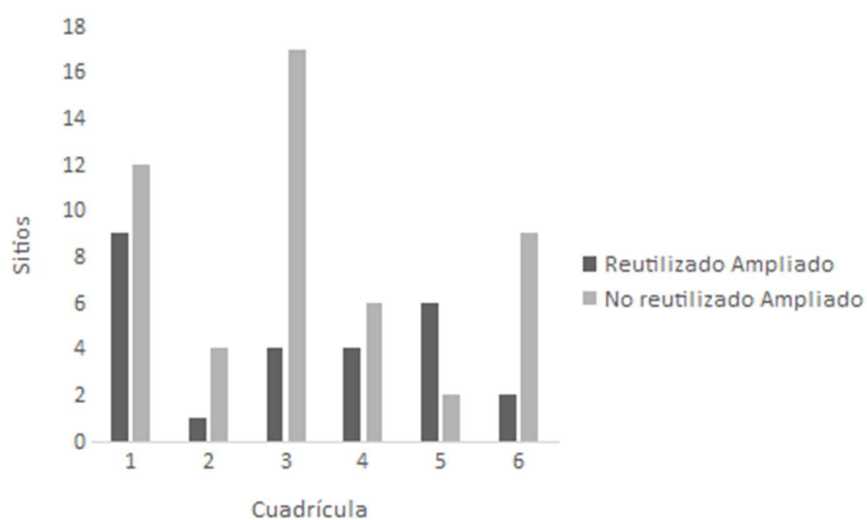


Figura 4. Conteo de sitios reutilizados y no reutilizados para el grupo Hahniidae-Linyphiidae dentro de cada cuadrícula en Golfito, Costa Rica.

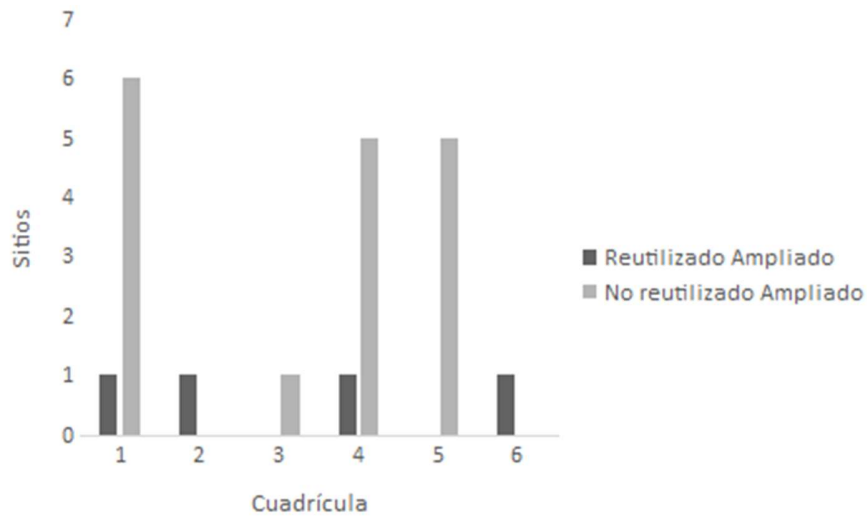


Figura 5. Relación entre arañas no capturadas y arañas que repiten el mismo sitio (MSA) para la familia Theridiosomatidae dentro de cada cuadrícula en Golfito, Costa Rica.

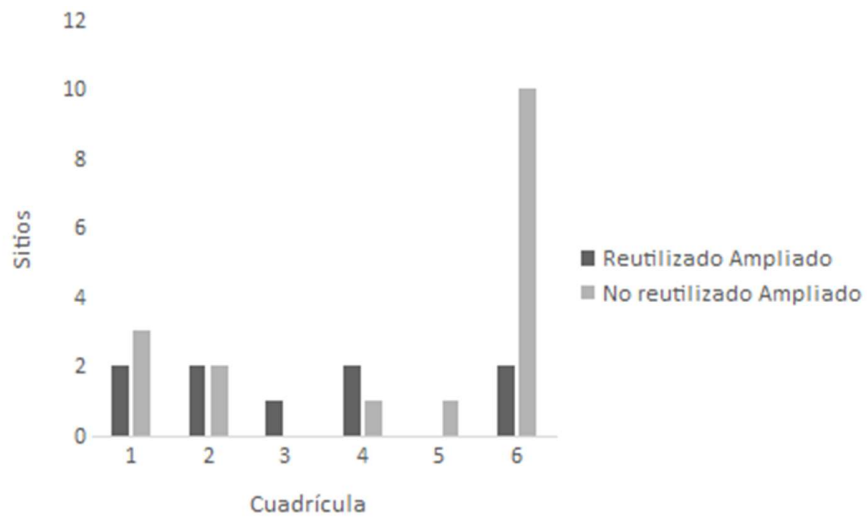


Figura 6. Relación entre arañas no capturadas y arañas que repiten el mismo sitio (MSA) para la familia Pholcidae dentro de cada cuadrícula en Golfito, Costa Rica.

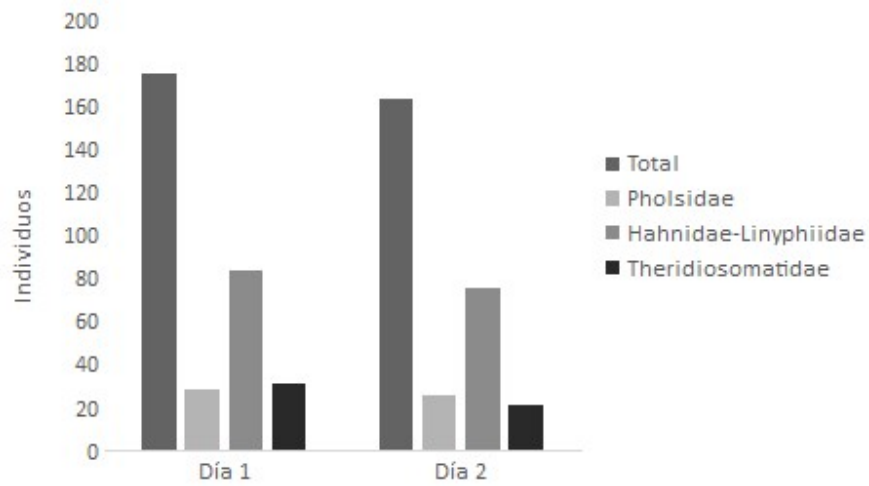


Figura 7. Relación general entre la cantidad de arañas totales y por familia presentes cada día en Golfito, Costa Rica.



Figura 8. Tela de Hahnidae-Lyniphiidae, La Gamba, Golfito, Costa Rica.

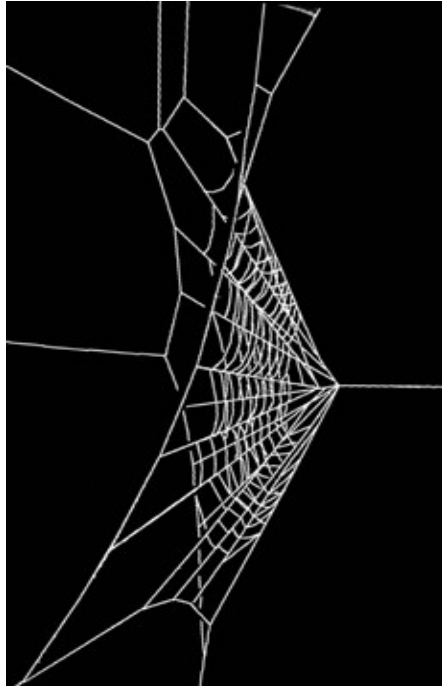


Figura 9. Tela típica de teridiosomátido (Coddington, 2005).



Figura 10. Tela de Pholcidae, La Gamba, Golfito, Costa Rica.

Relación entre la hora del día y la distancia al nido con la actividad de forrajeo y jineteo de la hormiga cortadora de hojas *Atta colombica* (Formicidae: Myrmecinae)

Beatriz Naranjo-Elizondo¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; beanaranjo@gmail.com

Coordinador: Daniel Briceño

Resumen: En *Atta colombica* las hormigas más pequeñas atienden los jardines de hongos, dan mantenimiento a los senderos y realizan el comportamiento de jineteo. Se han propuesto al menos tres hipótesis para la función del jineteo: protección contra parasitoides, limpieza de hojas y alimentación de savia. La hipótesis de defensa contra fóridos es la que sustenta más peso, estando correlacionada con la tasa de forrajeo. El objetivo de este trabajo fue determinar la tasa de forrajeo y jineteo de acuerdo al tiempo del día y las distancias respecto al nido. Se observaron ocho nidos de *A. colombica* en Golfito, Costa Rica. Durante 10 min a distintas horas del día (mañana, tarde, noche) y distancias al nido (cerca, lejos) se contaron las hormigas transportando hojas, las hojas con jinetes y las mínimas en el suelo. Además se observó el comportamiento de 154 jinetes para distinguir entre la función que realizaban (defensa, limpieza, alimentación). La tasa de forrajeo fue mayor durante la tarde y cerca del nido. La tasa de jineteo y la de mínimas en suelo no fue distinta entre el tiempo del día ni entre la distancia al nido. Los comportamientos de los jinetes no variaron entre las horas del día, pero sí según la cercanía al nido, siendo más frecuente la defensa cerca del nido. Se argumenta que la defensa no es la única función del jineteo, y que el comportamiento podría variar con las necesidades de la colonia.

Palabras claves: hormigas cortadoras de hojas, obreras mínimas, insectos eusociales, Phoridae, parasitoides.

Las hormigas cortadoras de hojas (Attini: *Atta* y *Acromyrmex*) forman parte de los herbívoros más abundantes en los ecosistemas neotropicales, jugando un papel muy importante en el reciclaje de nutrientes y el mantenimiento de la diversidad de los bosques producto de la apertura de claros (Haines, 1975; Weber, 1972; Hull-Sanders & Howard, 2003). Estas hormigas poseen un gran polimorfismo aun en comparación con otros insectos sociales, el cual se representa en variaciones en un rango amplio y continuo del tamaño del cuerpo dentro de una misma colonia (Wilson, 1980; Wetterer, 1999). Las diferencias en tamaños están ligadas a distintos comportamientos y funciones dentro de la colonia.

En las especies de *Atta* las obreras de menor tamaño, conocidas como mínimas, atienden los jardines de hongos y llevan a cabo el cuidado de la prole; las obreras de tamaño mediano dejan el nido para forrajear hojas; y las obreras más grandes suelen actuar como soldados (Weber, 1972; Wilson, 1980; Linksvayer *et al.*, 2002). A pesar de que las funciones de las mínimas están más asociadas con labores dentro de la colonia, algunas obreras mínimas de algunas hormigas cortadoras de hojas se pueden observar en los senderos de forrajeo (Linksvayer *et al.*, 2002).

Un comportamiento que las mínimas realizan en estos senderos es el de jineteo, cuando una o más mínimas viajan encima de fragmentos de hojas que cargan obreras más grandes en dirección a la entrada del nido (Linksvayer *et al.*, 2002). Se han propuesto varias hipótesis en la literatura sobre la función de las hormigas jinetes: (1) Una de las hipótesis más apoyadas es la defensa contra parasitoides, principalmente contra moscas de la familia Phoridae (hipótesis de la protección de hormigas: Eibl-Eibesfeldt & Eibl-Eibesfeldt, 1967; Feener & Moss, 1990; Erthal & Tonhasca, 2000; Linksvayer *et al.*, 2002). Eibl-Eibesfeldt & Eibl-Eibesfeldt (1967) argumentaron que las hormigas mínimas defienden a sus hermanas de ser ovipositadas por los fóridos. Además, las observaciones de Feener & Moss (1990) sugieren que los fóridos necesitan posarse sobre el fragmento de hoja que cargan las obreras para poder ovipositarlas en la cabeza, dando como resultado que solo las obreras que transportan hojas son susceptibles al ataque de las moscas. (2) Otra hipótesis que se ha sugerido es que las hormigas mínimas

recolectan savia de los fragmentos de hojas que se transportan (Stradling, 1978). Stradling (1978) sugirió que algunas mínimas se encargan de recolectar alimento líquido de las hojas, y que para regresar al nido disminuyen el gasto energético al ser transportadas por las hormigas que acarrearán hojas. (3) Una tercera hipótesis que se ha sugerido es que las jinetes realizan una preparación previa de las hojas antes de que estas entren al jardín de hongos dentro del nido (Weber, 1972; Wilson, 1980). Weber (1972) observó que las jinetes lamían la superficie de los fragmentos de hoja, y que esta acción podría ser para limpiarlas o para adherir enzimas que promueven el crecimiento del hongo simbiote.

Actualmente, la hipótesis de defensa de jinetes contra fóridos es la que sustenta más peso; sin embargo se ha sugerido que esta podría no ser la única función, o que no necesariamente las funciones son excluyentes, pudiendo variar la tasa de forrajeo y jineteo según la hora del día y la cercanía al nido (Linksvayer *et al.*, 2002). Con base en lo anterior, el objetivo de este trabajo fue determinar la tasa de forrajeo y jineteo de acuerdo al tiempo del día y las distancias respecto al nido en *A. colombica* Guérin-Méneville, 1844. Se plantea la hipótesis de que existe una relación entre el tiempo del día y la distancia respecto al nido con la tasa de forrajeo y jineteo en esta hormiga cortadora de hojas. Se ha argumentado que la tasa de jineteo está positivamente correlacionada con la tasa de forrajeo, debido a que una mayor actividad de corta de hojas podría representar más oportunidades de oviposición para los fóridos (Feener & Brown, 1993). Los fóridos usualmente son activos únicamente durante el día (Orr, 1992; Feener & Brown, 1993; Tonhasca, 1996), por lo que si la función principal de las jinetes es la protección contra parasitoides, la tasa de jineteo debería ser menor durante la noche. Además, si se argumenta que el costo de la locomoción de las mínimas es muy alto, según las hipótesis de que las jinetes se alimentan de la savia y de que podrían realizar una preparación previa de las hojas se predice que la tasa de jineteo debería ser mayor cerca del nido, donde además hay mayor densidad de hojas y por lo tanto mayor cantidad de savia para alimentarse y de hojas que preparar antes de su entrada al nido.

Materiales y métodos

El presente trabajo se realizó entre los días 13 al 15 de enero de 2015 en las cercanías de “La Lechería”, Golfito, Puntarenas. Se localizaron y analizaron un total de ocho colonias de *A. colombica*. Todas las colonias fueron observadas durante la mañana y la tarde; sin embargo, únicamente cuatro colonias pudieron ser observadas también durante la noche. En cada colonia se establecieron dos puntos de observaciones: un punto “cerca del nido”, a 1 m de distancia de la entrada principal a éste; y un punto “lejos del nido” a aproximadamente 1 m antes de la fuente de forrajeo. En cada colonia durante cada visita a distintas horas del día (mañana-tarde-noche), se realizaron 10 conteos simultáneos de un min de duración en los sitios “cerca” y “lejos”, con intervalos de un min de descanso entre cada conteo.

Durante cada conteo se contabilizaron las hormigas transportando hojas, la cantidad de jinetes y la cantidad de mínimas no realizando jineteo (caminando por el suelo). Además, se observó el comportamiento de 154 jinetes para distinguir entre las posibles funciones que estaban realizando sobre la hoja. Se diferenciaron tres comportamientos: (1) Defensivo, caracterizado porque las jinetes se mantenían inmóviles con las mandíbulas hacia arriba o hacia abajo; (2) posible limpieza, cuando las jinetes se encontraban moviéndose alrededor del fragmento foliar; y (3) posible alimentación de savia, cuando las jinetes se mantenían inmóviles en el margen de la hoja con sus mandíbulas colocadas sobre la hoja.

Se realizaron pruebas ANDEVA de dos vías para determinar si los factores tiempo del día y distancia al nido influyeron en: 1) la tasa de hormigas forrajeando, 2) la tasa de jineteo y 3) la tasa de mínimas en el suelo. Además, se realizaron pruebas de Chi-cuadrado de independencia para comparar el comportamiento de las jinetes según la hora del día y según la distancia al nido. Finalmente se realizaron correlaciones de Spearman (rs) para determinar si existieron correlaciones entre las variables respuesta forrajeo, jineteo y mínimas en el suelo.

Resultados

En todas las colonias observadas la tasa de forrajeo fue mayor durante horas de la tarde, siendo máximo en la tarde en el nido 7, donde se contaron en promedio 128.45 hormigas cargando hojas por minuto (Figura 1). De forma similar, el forrajeo fue mayor cerca del nido en todas las colonias (Figura 2). El número de hormigas que cargaban hojas sí se vio influenciado tanto por el tiempo del día ($F_{2/397}=7.07$, $p=0.003$; Figura 1) como por la distancia al nido ($F_{1/398}=4.95$, $p=0.033$; Figura 2).

La tasa de jineteo no fue significativamente distinta ni entre horas del día ($F_{2/397}=2.65$, $p=0.085$; Figura 3) ni según la distancia al nido ($F_{1/398}=3.18$, $p=0.083$; Figura 4). Sin embargo, se observa una tendencia a que éste sea mayor durante la tarde y a distancias cercanas al nido. El número de mínimas en el suelo tampoco fue distinto entre horas del día ($F_{2/397}=2.654$, $p=0.085$; Figura 5) ni entre distancias al nido ($F_{1/398}=3.18$, $gl=1$, $p=0.083$; Figura 6).

Todas las variables medidas mostraron correlaciones positivas significativas. La tasa de jineteo aumentó con la tasa de forrajeo ($r_s=0.62$, $p<0.001$, $n=400$), la tasa de jineteo aumentó con la tasa de mínimas en el suelo ($r_s=0.30$, $p<0.001$, $n=400$), y la tasa de forrajeo también aumentó con el número de mínimas en el suelo ($r_s=0.22$, $p<0.001$, $n=400$).

En cuanto al comportamiento de las jinetes, en total se observaron más jinetes en posición de defensa (Figura 7), pero no se encontraron diferencias entre los comportamientos de defensa, alimentación y limpieza respecto a la hora del día ($X^2=3.45$, $gl=6$, $p=0.750$; Figura 7). Sin embargo, las frecuencias de los comportamientos sí fueron distintas cerca y lejos del nido ($X^2=15.46$, $gl=3$, $p=0.001$; Figura 8). Gráficamente se observa que el número de hormigas en actitud de defensa, tanto con las mandíbulas arriba como hacia abajo fue mayor cerca del nido; en distancias más lejanas al nido el número de hormigas moviéndose alrededor de la hoja y manteniéndose en el margen fue mayor (Figura 8).

Discusión

Este estudio encontró una mayor tasa de forrajeo de *A. colombica* durante el día, resultados que concuerdan con el estudio de Orr (1992) en el Parque Nacional Corcovado. Sin embargo, a diferencia de Orr (1992), quien no observó que *A. colombica* forrajeara durante la noche, este estudio sí observó que la especie forrajea durante la noche, aunque a un ritmo mucho menor que durante el día (Figura 1). Sin embargo, son necesarias más observaciones de colonias de *A. colombica* durante la noche para definir su comportamiento. Orr (1992) observó que *A. cephalotes* forrajea más durante la noche que durante el día, y que durante el día las obreras son atacadas por fóridos; sin embargo, en otras poblaciones de *A. cephalotes* que también son atacadas por fóridos, la tasa de forrajeo ha sido mayor durante el día.

Un aspecto importante que afecta directamente el forrajeo es el tamaño de la colonia, factor que no se tomó en cuenta en el presente estudio. Wetterer (1994) observó que en *A. cephalotes*, las colonias pequeñas producen un rango más estrecho de tamaños de obreras pequeñas, mientras que las colonias más grandes producen un rango más amplio de tamaños, incluyendo obreras pequeñas y grandes. Las colonias pequeñas forrajean principalmente hierbas que se encuentran entre los 7 m que rodean al nido; en contraste, las colonias grandes forrajean una gama más amplia de plantas, incluyendo árboles y hierbas de distinto grosor y hasta a 80 m de distancia del nido (Wetterer, 1994). Los requerimientos de limpieza de los distintos tipos de hojas son distintos y, por lo tanto, el número y la función que ejercen las jinetes probablemente sean distintos de acuerdo al tamaño de la colonia.

La tendencia encontrada en este estudio a observar una mayor tasa de jineteo cerca del nido y durante la tarde, coincide con las mayores tasas de forrajeo significativamente observadas. Probablemente una mayor densidad de obreras sean más atractivas para los fóridos, aumentando la necesidad de incrementar el número de jinetes; y una mayor cantidad de hojas hace necesaria la mayor presencia de jinetes que puedan tratarlas antes de ser introducidas al nido.

Una de las principales funciones de las mínimas que caminan por el sendero de forrajeo es dar mantenimiento a este, además de que potencialmente pueden convertirse en jinetes (Evinson *et al.*, 2008). Feener & Moss (1990) observaron que cuando hormigas que cargaban fragmentos de hojas sin jinetes eran atacadas por fóridos, las hormigas se detenían intentando no ser ovipositadas, provocando una interrupción en el flujo continuo del tráfico de obreras sobre el sendero y provocando la atención de hormigas mínimas. En estas circunstancias, las mínimas investigaban la hoja y se subían a ella defendiéndola de los parasitoides, con lo cual las hormigas cargando hojas continuaban su ritmo habitual (Feener & Moss, 1990). El hecho de que no se observarán diferencias en el número de mínimas caminando por el suelo, sugiere que estas además de estar disponibles como potenciales jinetes, deben realizar sus labores de mantenimiento de los senderos de forrajeo.

Las jinetes se han observado evitando que las parasitoides aterricen sobre la hoja o persiguiéndolas y mordiendo con sus mandíbulas para que abandonen la hoja (Feener & Moss, 1990). Se ha encontrado que conforme aumenta el número de mínimas disponibles, disminuye la frecuencia con que los fóridos aterrizan en las hojas (Feener & Moss, 1990). Asimismo se ha observado que entre más pequeño es el fragmento de hoja, la efectividad con la que las jinetes logran evitar la llegada de fóridos aumenta (Feener & Moss, 1990).

El estudio de Feener & Moss (1990) apoya principalmente la hipótesis de que la función de las jinetes es defender a las hormigas que transportan hojas, logrando disminuir los aterrizajes de fóridos en hojas con jinetes en un 50% menos de lo esperado, y reduciendo hasta en un 75% el parasitismo por su comportamiento agresivo. Sin embargo, las colonias pueden diferir mucho en la habilidad de defensa de sus jinetes, y parte de esta variación podría explicarse por el tamaño y la forma de la carga que transportan las obreras (Feener & Moss, 1990), además del tamaño de la colonia (Watterer, 1994), como se mencionó anteriormente.

Feener & Moss (1990) presentan datos a favor de la hipótesis de conservación de energía; sin embargo esta no es tan contundente como la que encontraron para la hipótesis de defensa. Sus cálculos en Barro Colorado, Panamá indican que el ahorro energético neto para la colonia al transportar a sus mínimas como jinetes es de aproximadamente un 10%, pero sugiriendo que este cálculo podría incluso estar sobreestimado, principalmente porque en muchas ocasiones las jinetes se encuentran en movimiento patrullando las hojas, aspecto que no fue tomado en cuenta en el cálculo (Feener & Moss, 1990).

Se ha demostrado que obreras de distintos tamaños, incluyendo a las mínimas, forrajea savia de hojas fuera del nido (Stradling, 1978). De hecho, gran parte de la energía de las obreras de *Atta* proviene de esta savia más que del hongo simbionte (Bass & Cherrett, 1995). Por lo tanto, debido a la importancia de este recurso, no se puede descartar que los jinetes se alimenten de savia de las hojas que cargan las obreras más grandes (Linksvayer *et al.*, 2002).

En cuanto a la preparación previa de las hojas antes de entrar al nido, Weber (1972) observó que las jinetes lamen la superficie de la hoja. Las mínimas dentro del nido se encargan de remover contaminantes microbianos, posiblemente usando antibióticos simbióticos (Currie & Stuart, 2001). Por lo tanto, resulta ventajoso dar una preparación previa a las hojas antes de que entren al nido para disminuir el riesgo de contaminación, que podría resultar incluso fatal para la colonia. La ecología microbiana en colonias de hormigas cortadoras de hojas es un campo de estudio creciente que ha encontrado que el adecuado tratamiento de las hojas y la producción de antibióticos por microbios simbiotes resultan esenciales para el mantenimiento del jardín del hongo (Currie & Stuart, 2001). Un patógeno que comúnmente se aísla de colonias de *Atta* es el hongo *Escovopsis*, el cual se ha postulado que es un parásito obligatorio del hongo que cultivan las hormigas (Currie *et al.*, 1999).

La diferencia de las frecuencias con las que se observaron los comportamientos de las jinetes sugieren que estas realizan una función de defensa principalmente cerca del nido (Figura 8). Lo anterior puede estar ligado a una mayor susceptibilidad de ataque de fóridos, como se discutió anteriormente. Lejos

del nido las jinetes probablemente dediquen más tiempo a alimentarse de savia o limpiar la hoja (Figura 8). Un aspecto a tomar en cuenta en futuros estudios es el tiempo que dedican las jinetes a los distintos comportamientos.

En conclusión, este estudio encontró que *A. colombica* exhibe una mayor tasa de forrajeo durante la tarde y cerca del nido, que la tasa de jineteo no fue significativamente distintas entre la hora del día y la distancia al nido, pero con una tendencia a ser mayor durante horas de la tarde y cerca al nido, y que la tasa de mínimas en el suelo no mostró diferencias ni entre la hora del día ni la distancia al nido. Sí se observaron correlaciones positivas entre la tasa de forrajeo, la tasa de jineteo y la tasa de mínimas en el suelo. Se sugiere que las función de las jinetes en *A. colombica* es principalmente defensiva, pero que esta función no es excluyente de las funciones de tratamiento de las hojas y alimentación de savia, viéndose influenciadas por las necesidades de la colonia. De esta forma, los distintos roles que desempeñan las jinetes en *A. colombica* evidencian la importancia ecológica de estas pequeñas hormigas para la colonia.

Bibliografía

- Bass, M. & Cherrett, J. M. (1995). Fungal hyphae as a source of nutrients for the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. *Physiological Entomology*, 20, 1–6.
- Currie, C. R. & Stuart, A. E. (2001). Weeding and grooming of pathogens in agriculture by ants. *Proceedings of the Royal Society London B*, 268, 1033–1039.
- Currie, C. R., Mueller, U. G. & Malloch, D. (1999). The agricultural pathology of ant fungus gardens. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 7998–8002.
- Eibl-Eibesfeldt, I. & Eibl-Eibesfeldt, E. (1967). Das parsitenabwehren der minima-arbeiterinnen der Blattschneider-ameise (*Atta cephalotes*). *Zeitschrift fur Tierzuchtung und Zuchtungsbiologie*, 24, 278–281.
- Erthal, M. & Tonhasca, A. (2000). Biology and oviposition behavior of the phorid *Apocephalus attophilus* and the response of its host, the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95, 71–75.
- Evinson, S. E. F., Hart, A. G. & Jackson, D. E. (2008). Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter and pheromone trail. *Animal Behaviour*, 75, 963–969.
- Feener, D. H. & Brown, B. V. (1993). Oviposition behavior of an ant-parasitizing fly, *Neodohrniphora curvinervis* (Diptera: Phoridae), and defense behavior by its leaf-cutting ant host *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior*, 6, 675–688.
- Feener, D. H. & Moss K. A. G. (1990). Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26, 17–29.
- Haines, B. (1975). Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. En Golley, F. G. & Medina, E. (Eds.). *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research* (pp. 99-101). New York, Estados Unidos: Springer.
- Hull-Sanders, H. M. & Howard, J. J. (2003). Impact of *Atta colombica* colonies on understory vegetation and light availability in a neotropical forest. *Biotropica*, 35, 441–445.
- Linksvayer, T. A., McCall, A. C., Jensen, R. M., Marshall, C. M., Miner, J. W. & McKone, M. J. (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.
- Stradling, D. J. (1978). The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defense mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, 47, 173–188.
- Tonhasca, A. (1996). Interactions between a parasitic fly, *Neodohrniphora declinata* (Diptera: Phoridae), and its host, the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Ecotropica*, 2, 157–164.
- Weber, N. A. (1972). *Gardening ants, the Attines*. Pennsylvania, Estados Unidos: American Philosophical Society.
- Wetterer, J. K. (1994). Ontogenetic changes in forager polymorphism and foraging ecology in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Oecologia*, 98(2), 235–238.
- Wetterer, J. K. (1999). The ecology and evolution of worker size-distribution in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 34, 119–144.
- 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.

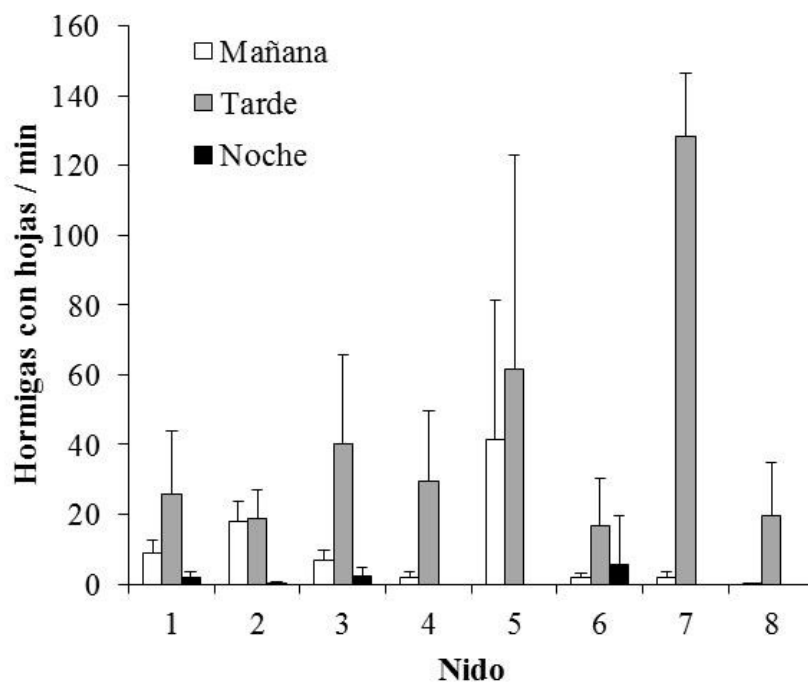


Figura 1. Promedio (y desviación estándar) de la tasa de forrajeo (hormigas con hojas/min) a distintas horas del día para cada nido, en Golfito, Costa Rica

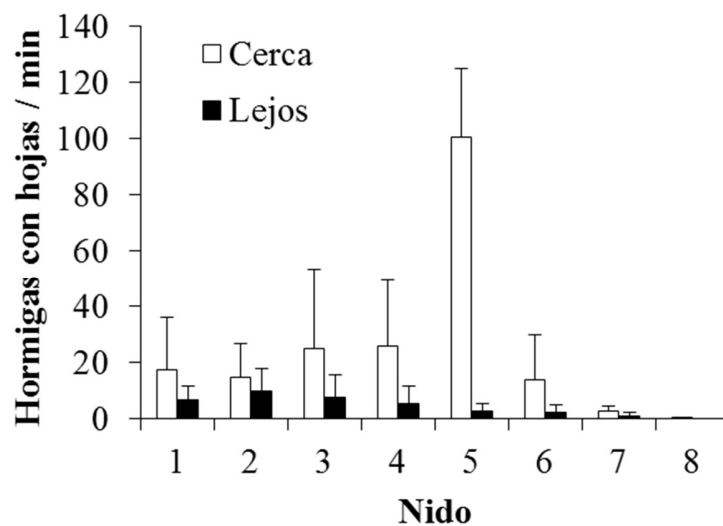


Figura 2. Promedio (y desviación estándar) de la tasa de forrajeo (hormigas con hojas/min) para cada nido analizado respecto a la cercanía al nido, en Golfito, Costa Rica.

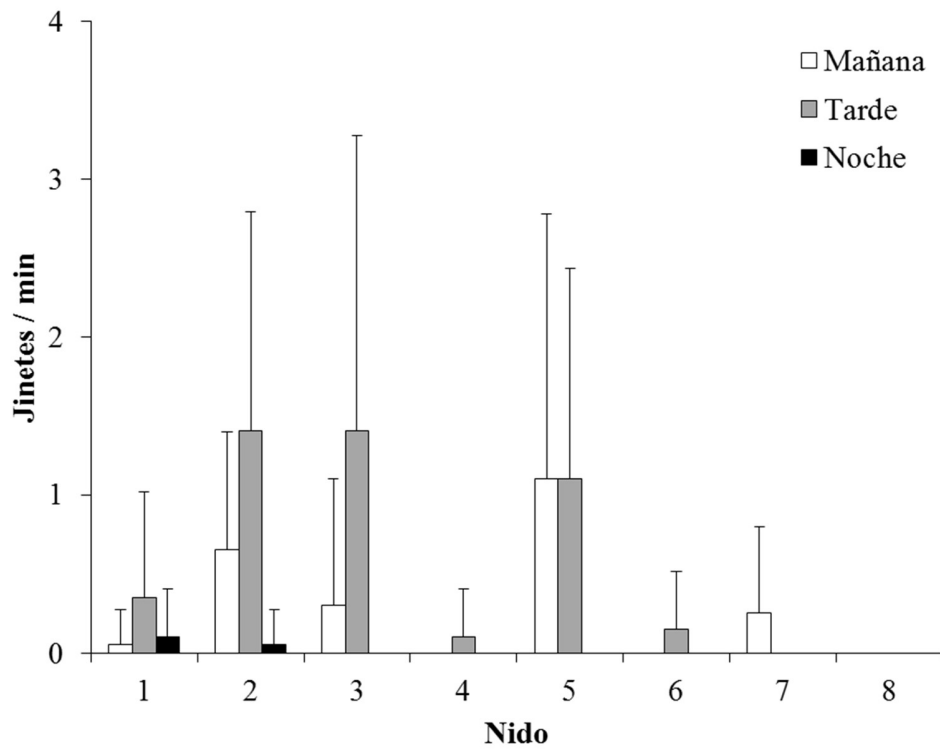


Figura 3. Promedio (y desviación estándar) de la tasa de jinetes (jinetes/min) a distintas horas del día para cada nido, en Golfito, Costa Rica.

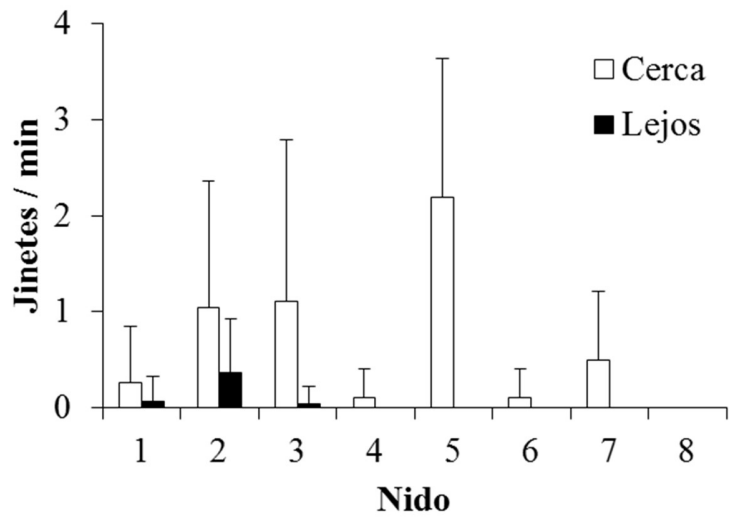


Figura 4. Promedio (y desviación estándar) de la tasa de jinetes (jinetes/min) para cada nido analizado respecto a la cercanía al nido, en Golfito, Costa Rica.

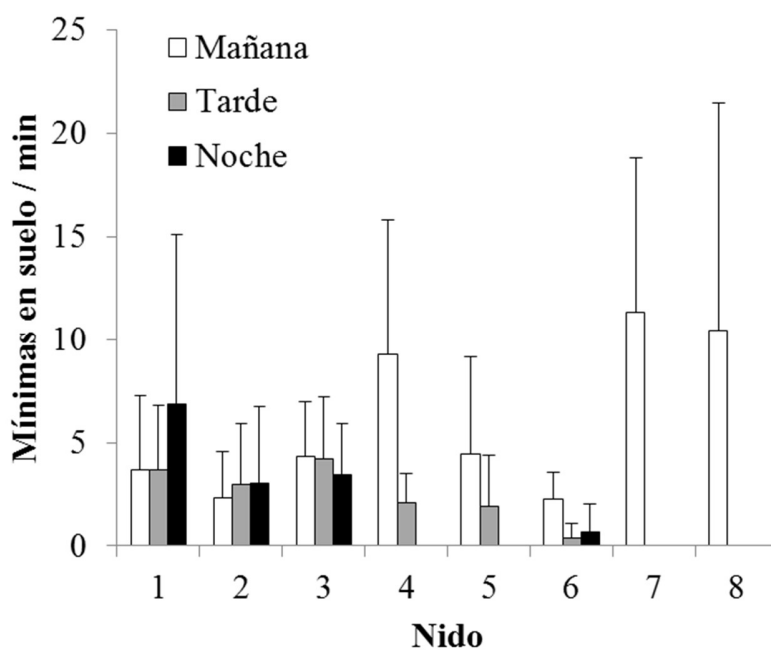


Figura 5. Promedio (y desviación estándar) de la tasa de mínimas en el suelo (mínimas/min) a distintas horas del día para cada nido, en Golfito, Costa Rica.

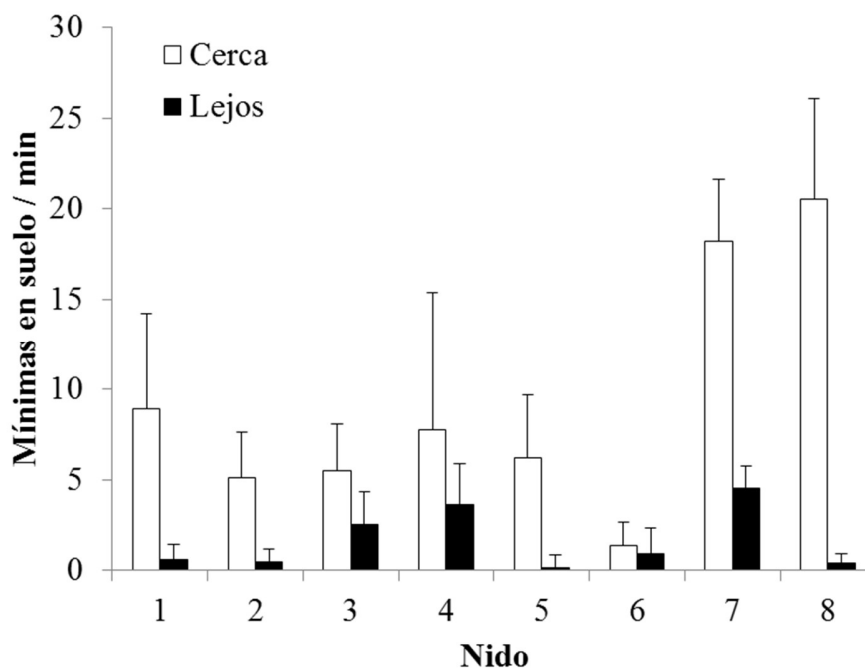


Figura 6. Promedio (y desviación estándar) de la tasa de mínimas en el suelo (mínimas/min) para cada nido analizado respecto a la cercanía al nido, en Golfito, Costa Rica.

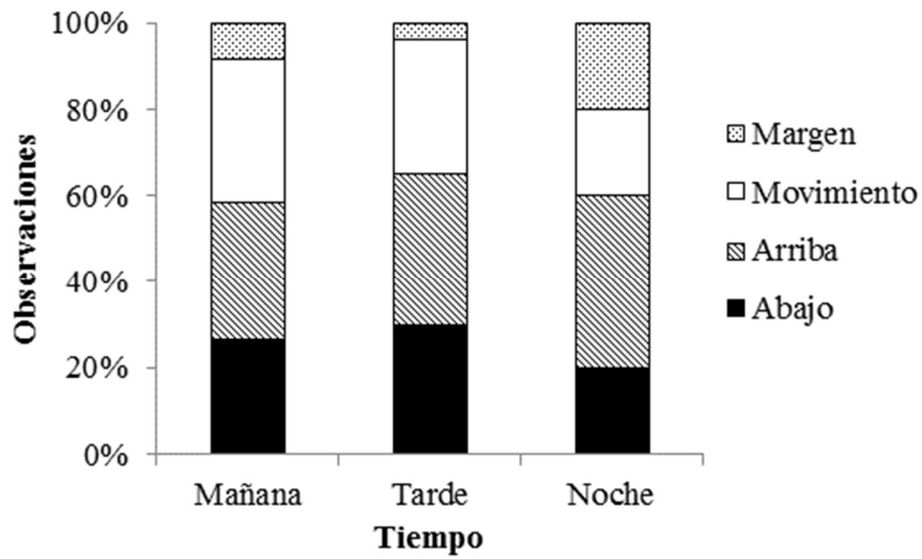


Figura 7. Porcentaje de la frecuencia de las observaciones de los distintos comportamientos realizados por los jinetes (n=154) sobre las hojas a distintas horas del día en Golfito, Costa Rica.

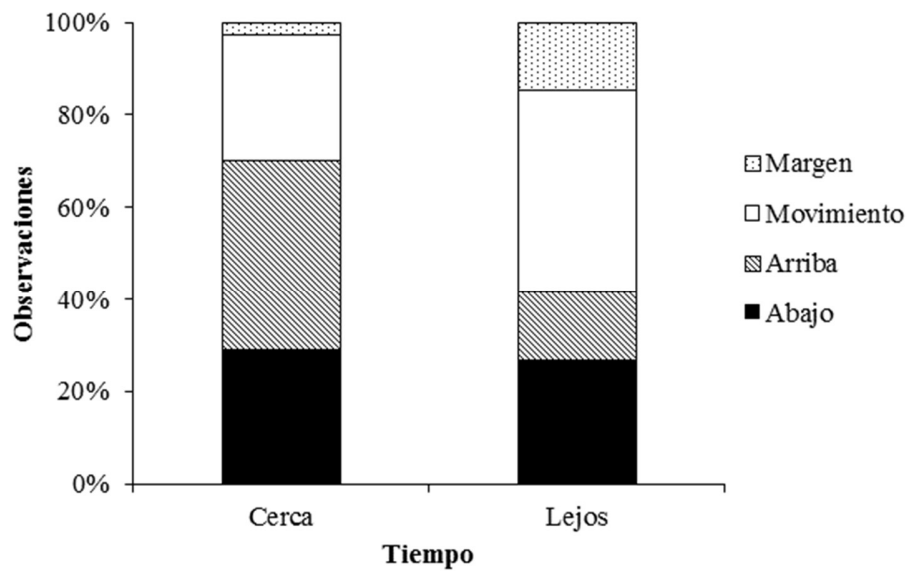


Figura 8. Porcentaje de la frecuencia de las observaciones de los distintos comportamientos realizados por los jinetes (n=154) sobre las hojas según la distancia al nido en Golfito, Costa Rica

Preferencia de percha e interacciones asociadas al comportamiento sexual en *Archiseopsis* y *Microseopsis* (Sepsidae: Diptera)*

Noelia Belfort Oconitrillo¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; noelia.belfort@ucr.ac.cr

Profesor: William Eberhard

Resumen: Los sépsidos utilizan sustratos como boñiga o materia en descomposición para desarrollar actividades relacionadas con su ciclo de vida. Además utilizan la vegetación circundante a estas como percha. En el presente estudio se evalúa la preferencia de las moscas por altura de percha (plano vertical) y zona de percha (plano horizontal) colocando seis unidades experimentales (UE: boñiga y tres perchas con diferente altura desde el suelo, diferenciando las zonas apical, central y distal en el área superficial de percha) a lo largo de un transecto y grabando tres videos de 1 minuto en cada UE. Se determinó el número máximo de individuos en cada percha y se comparó con los porcentajes esperados de moscas bajo el supuesto de que su distribución sería equitativa entre las perchas disponibles. Además se relacionó la densidad de moscas con la cantidad de interacciones (aterrizajes, interacciones antagonistas e intentos de cópula) observadas en cada percha. Los resultados revelan preferencia por perchas más cercanas en los planos vertical y horizontal. Además existe correlación positiva entre el número máximo de moscas y la cantidad de interacciones antagonistas observadas en la percha a 5 cm de altura ($\rho = 0.74$, $n=16$, $p=0.001$). La preferencia por perchas cercanas puede ser ventajosa para los machos al aumentar la probabilidad de encontrar hembras con las cuales copular, pero esto conlleva invertir tiempo en interacciones antagonistas entre machos, lo que apoya la hipótesis de que los machos sépsidos son territoriales.

Palabras claves: *Microseopsis*, *Archiseopsis*, boñiga, plastas, moscas, aterrizajes, cópula, interacciones.

Los cadáveres y los desechos de animales son recursos ricos en nutrimentos, especialmente por las bacterias y otros microorganismos que abundan en estos (Janzen, 1991; Eberhard, 2005). De hecho son ambientes muy dinámicos, visitados por diversos organismos. Por ejemplo, las hembras de varias especies de moscas acuden a estos sustratos tanto para alimentarse como para depositar sus huevos (Parker, 1972; Eberhard, 2005), mientras organismos de las familias Dolichopodidae (Diptera) y Staphylinidae (Coleoptera) llegan a depredar huevos, larvas y otros adultos (Aguilar, 1999).

Las moscas de la familia Sepsidae son especialistas en criarse en sitios como las heces y la carroña (Eberhard, 2005). Las hembras acuden a estos sustratos para alimentarse y depositar sus huevos y los machos por su lado llegan rápidamente en grandes números para encontrarlas (Parker, 1972). Al congregarse, es posible observar interacciones como choques violentos entre machos y machos subiéndose sobre cualquier hembra en un intento de cópula (Parker, 1972; Eberhard, 2002, 2005). La cópula tiene lugar después de la oviposición (Parker, 1972; Eberhard, 2005) y puede darse tanto en sitios de oviposición como en sitios de encuentro (Castro, 1995).

Algunos estudios con sépsidos se han llevado a cabo en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. A partir de estos, se sabe que hay perchas que funcionan como sitios de encuentro entre machos y hembras, donde es posible observar las interacciones asociadas al comportamiento sexual de las moscas (Castro, 1995); también se sabe que hay preferencia por perchas grandes, más cercanas a la boñiga y con ángulo de inclinación específico (Loría, 2000).

* La estudiante responsable no concluyó la etapa de revisiones de este informe. Todos los errores y carencias que presente son responsabilidad de quien lo escribe.

El objetivo del presente estudio fue determinar si las moscas de la familia Sepsidae, específicamente de los géneros *Microsepsis* y *Archiseopsis*, tienen preferencia de percha en sitios más cercanos al sustrato, según las categorías de altura de percha y de zona específica de percha definidas más adelante. La hipótesis nula corresponde a que la distribución de moscas es homogénea en relación con el área superficial que éstas tienen disponible para percharse. Se predice que las perchas a menor altura y las zonas apicales dentro de cada percha serán mayormente frecuentadas por las moscas. Además se pretende someter a prueba la hipótesis dichas perchas cercanas al sustrato funcionan mejor como “sitios de encuentro social”. De ser así, se espera que la densidad de moscas en perchas específicas se correlacione positivamente con la frecuencia con que ocurren las diferentes interacciones entre individuos.

Materiales y métodos

Sitio de estudio: Las observaciones se realizaron el 10 de enero de 2015, entre 8:00 am y 11:00 a.m., en una zona conocida como La Lechería dentro del Refugio de Vida Silvestre Golfito, ubicado en la provincia de Puntarenas, Costa Rica. El transecto escogido para desarrollar el experimento se localiza a lo largo de un camino que está rodeado por bosque muy húmedo, zonas más abiertas como pastizales y cuenta con una quebrada a pocos metros de distancia.

Organismo de estudio: La familia Sepsidae incluye moscas delgadas de tamaño pequeño y medio, de 2 a 6 mm, y generalmente son de coloración parda a negruzca, algunas veces brillantes o con un púrpura metálico (Silva, 1997). Las larvas se alimentan y desarrollan rápidamente en el estiércol, luego migran para pupar escondidas bajo el suelo (Eberhard, 2005). Durante los primeros días de vida, las moscas adultas se alimentan de néctar o carroña y excrementos para satisfacer sus requerimientos de proteína, agua y minerales (Eberhard, 2000).

Los sépsidos son muy comunes en los alrededores del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito donde existen por lo menos cinco especies: *Archiseopsis diversiformis*, *A. discolor*, *Palaeosepsis pusio*, *Palaeoarchiseopsis nigricoxa* y *Microsepsis furcata* (Eberhard, 2005). El experimento se enfocó en moscas de los géneros *Microsepsis* y *Archiseopsis*, los cuales están muy cercanamente relacionados (Eberhard, 2001). La principal forma de diferenciar ambos géneros es mediante el tamaño de los individuos, pero generalmente existe traslape de tamaño entre los individuos más pequeños de *Archiseopsis* y los individuos más grandes de *Microsepsis*, por lo que es difícil distinguirlos acertadamente (Eberhard, com. pers). Diferenciar entre sexos también es complicado, porque a pesar de que existen claras diferencias morfológicas interespecíficas entre sépsidos machos, en la mayoría de especies las hembras son indistinguibles (Parker, 1972). Por estas razones, no se realizó distinción entre géneros ni entre sexos, con el fin de evitar categorizaciones erróneas y procurar la mayor discreción de la interpretación de los datos experimentales.

Diseño experimental: Con el fin de reclutar las poblaciones de sépsidos y observar su comportamiento reproductivo, se establecieron unidades experimentales (UE) discretas que consistieron en: 1) boñiga de vaca (plasta) como sustrato atrayente, colocada sobre el suelo utilizando un molde de 18x6x5 cm para estandarizar su volumen y área superficial; y 2) tres perchas artificiales con diferente altura desde el suelo (2, 5 y 15 cm) dispuestas en línea paralela a 1 cm respecto a un lado de la plasta, separadas entre sí 7 cm aproximadamente (Figura 1). Si las moscas se distribuyen de manera homogénea entre las perchas que tienen a disposición sin preferencia por alguna, el número esperado de moscas es el mismo en cada *altura de percha*, un 33.3% del total de individuos.

Las perchas artificiales se confeccionaron con un alambre dispuesto verticalmente, una lámina de plástico color blanco (que simula una lámina foliar de 6x3 cm marcada por la mitad con una línea) y una prensa uniendo la lámina al alambre (Figura 1). La lámina y la prensa componen el área superficial total disponible para ser utilizada por las moscas, la cual se diferenció en tres *zonas específicas de percha*, según su cercanía respecto a la plasta: las zonas apical (9 cm²) y central (9 cm²) corresponden a las dos mitades de la lámina, y la zona distal (5.2 cm²) corresponde a la prensa, cuya área se calculó a partir de

una fotografía con escala en el programa *ImageJ* 1.45 (Ferreira & Rasban, 2011). El número esperado de moscas en cada una de las zonas apical y central de percha corresponde a un 39% del total de individuos y en la zona distal corresponde a un 22%, porcentajes calculados según el área relativa de cada zona respecto al área total disponible (23.2 cm²).

Se eligieron seis puntos distanciados 20 m entre sí a lo largo de la calle para colocar seis UE, que se ubicaron de la misma forma para estandarizar su orientación y evitar un sesgo debido a la influencia de la dirección del viento. Se limpió la vegetación y la hojarasca que pudiera interferir con cada UE en un radio de 50 cm aproximadamente. Se realizaron tres periodos de experimentación en total, trabajando con dos UE a la vez numeradas del 1 al 6 respectivamente.

Se inició con un lapso de 20 minutos de reclutamiento de las poblaciones de moscas circundantes, procediendo luego con la grabación de tres videos de 1 minuto en cada UE, enfocando únicamente la superficie de las perchas desde arriba. En cada video las perchas se intercambiaron para que todas ocuparan la posición del centro, esto realizado con sumo cuidado para evitar contaminarlas con boñiga. También, antes de cada video se espantaron las moscas ya perchadas y se procuró que la capa más superficial de la plasta estuviera fresca, colocando una capa de boñiga adicional.

Por último es necesario aclarar que las prensas usadas en las perchas eran de color (no blancas), por lo que se procuró usar el mismo color de prensa en las tres perchas de una UE, pero varió entre las UE.

Análisis de videos y análisis estadístico: Cada video se analizó de la siguiente manera: 1) a partir de diez fotografías en intervalos de 6 s (6", 12", 18"...60") se determinó la cantidad de moscas perchadas en cada altura de percha y en cada zona específica de percha; y 2) en un intervalo de 10 s (25"-35") se cuantificó el número de *aterrizajes* y el número de interacciones entre individuos, denominadas *interacciones antagónicas* (reconocidas como choques violentos o agresivos entre individuos) e *intentos de cópula* (reconocidas cuando un individuo se montaba sobre otro y trataba de aferrarse). Cabe resaltar que la selección de las fotografías y el intervalo de 10 s fue estándar entre los videos.

Se determinó el promedio de moscas en los tres periodos de experimentación para evaluar el reclutamiento en cada uno. Mediante una regresión lineal simple se evaluó cómo varía la cantidad de moscas haciendo uso de cada tipo de percha a lo largo de 1 min. La llegada y permanencia de las moscas en las perchas es la medida de preferencia que se utiliza en este análisis, que resulta en un número acumulado de moscas a través del minuto de grabación en cada video.

A partir de las 10 fotos en cada video se sacó el número máximo de individuos en cada tipo de percha. El total de observaciones posibles para evaluar la preferencia de altura de percha era 57 (4 UE x 3 videos x 3 alturas de percha), pero se eliminaron las réplicas en el que el número máximo de individuos observados fue cero, reduciéndose a 30. Igualmente, al evaluar la preferencia de zona específica de percha el total de observaciones posibles era 57 (4 UE x 3 videos x 3 zonas de percha) pero se redujo a 22. En cada una de dichas réplicas se determinó el porcentaje observado de moscas, y se cuantificó la cantidad de veces que dicho porcentaje fue mayor al esperado, aplicando la prueba de Chi Cuadrado para evaluar una posible preferencia de percha.

Con el fin de determinar si hay una relación entre el número máximo de individuos (excluyendo los ceros) encontrados en las perchas y el número de aterrizajes, interacciones antagónicas e intentos de cópula que fueron observadas en cada altura de percha y en cada zona específica de percha, se calculó el coeficiente de correlación no paramétrica Rho de Spearman, ya que los datos presentaron una distribución libre y no normal. Para este análisis el número máximo de individuos se determinó únicamente a partir de las 5 fotografías más relacionadas al intervalo de 10 s en el que se evaluaron las interacciones, para procurar mayor estrechez entre la densidad de individuos y la cantidad de interacciones.

Por último se aclara que no se evaluó un posible efecto del color de la prensa en la atracción de las moscas, porque no había un control de factores como la hora del día y las condiciones micro-ambientales de cada sitio donde fueron colocadas cada UE, por lo que si un análisis revelaba diferencias era difícil atribuir las al color de la prensa.

Resultados

El reclutamiento de las moscas difirió entre los tres periodos de experimentación: el mayor reclutamiento se observó en el primer periodo realizado a las 8:30 a.m. y el menor reclutamiento se dio en el último periodo realizado a las 10:30 a.m. ($\chi^2=6.17$, g.l.=2, $p=0.013$; Figura 2). En este último periodo de experimentación se trabajó con las UE 5 y 6, que por presentar tan bajo reclutamiento de moscas fueron eliminadas de los demás análisis.

El número acumulado de moscas aumenta significativamente en las perchas con alturas de 2 cm ($r^2=0.45$, $p=0.034$) y 5 cm ($r^2=0.47$, $p=0.027$) al transcurrir 1 minuto de observaciones, pero a 15 cm de altura la cantidad de moscas no varía entre los intervalos ($r^2=0.01$, $p=0.764$; Figura 3a). También en la zona apical de las perchas el número acumulado de moscas aumenta significativamente con el tiempo ($r^2=0.58$, $p=0.010$). Las zonas central ($r^2=0.01$, $p=0.788$) y distal ($r^2=0.35$, $p=0.073$) de percha presentan menor cantidad de moscas que la zona apical, cantidad que no varía en el tiempo (Figura 3b).

Al comparar el número máximo observado de moscas con los porcentajes esperados para cada altura de percha, se revela desigualdad en la distribución de moscas (Figura 4), siendo la percha de 15 cm la que presentó menos de 33.3% del total de moscas ($\chi^2=19.20$, g.l.=1, $p<0.001$). Sin embargo, en las perchas con alturas de 2 cm ($\chi^2=3.33$, g.l.=1, $p=0.068$) y 5 cm ($\chi^2=2.13$, g.l.=1, $p=0.144$) el porcentaje de moscas observado no difirió de lo esperado significativamente, siendo similarmente frecuentadas por las moscas (Figura 4).

Por su parte, la distribución de las moscas entre las zonas específicas de percha tampoco fue homogénea (Figura 5). Se encontró un mayor porcentaje de moscas en la zona apical de las perchas ($\chi^2=8.91$, g.l.=1, $p=0.003$) y un menor porcentaje de moscas en la zona central ($\chi^2=6.55$, g.l.=1, $p=0.011$) respecto al porcentaje esperado para cada una. En la zona distal el porcentaje de moscas observado no difirió significativamente del esperado ($\chi^2=2.91$, g.l.=1, $p=0.088$).

Finalmente, en el cuadro 1 se presentan las correlaciones entre el número máximo de moscas y la cantidad de aterrizajes, interacciones antagonistas e intentos de cópula, tanto para las tres alturas de percha como para las tres zonas específicas de percha. Hay una clara correlación positiva entre la cantidad de interacciones antagónicas y el número máximo de moscas observadas en la percha con 5 cm de altura ($\rho=0.74$, $n=16$, $p=0.001$; Figura 6). También parece haber una correlación positiva entre la cantidad de intentos de cópula y el número máximo de moscas observadas en la percha con 5 cm de altura ($\rho=0.49$, $n=16$, $p=0.051$). El resto de las correlaciones calculadas carecen de significancia (Cuadro 1).

Discusión

El mayor reclutamiento de moscas se observó durante el primer periodo de experimentación realizado a las 8:30 a.m., mientras que el menor reclutamiento se dio en el tercer periodo realizado a las 10:30 a.m., por lo que la hora del día parece influenciar el reclutamiento de las moscas. Sin embargo, este resultado no coincide con otros estudios en los que la mayor actividad de sépsidos se observó en horas cercanas al mediodía (Cordero, 1998; Aguilar, 1999). Otro factor que puede estar involucrado en las diferencias de reclutamiento encontradas es la heterogeneidad micro-ambiental de los sitios elegidos. Cordero (1998) encontró mayor frecuencia de moscas en sitios con sombra permanente que en sitios expuestos al sol. De hecho, las UE 5 y 6 filmadas en el tercer periodo de experimentación estaban en un sitio con mayor exposición a la luz, lo que puede explicar el bajo reclutamiento observado en estas.

El número acumulado de moscas aumenta con el transcurso del tiempo en perchas más cercanas a la boñiga, mientras que en las perchas más alejadas se mantiene constante. Un posible escenario para

explicar esta diferencia es el siguiente: la mosca que llega de primera a una percha alejada espera encontrar otras de su especie, pero como no llegan, eventualmente abandona la percha. Probablemente esos individuos que esperan son machos, porque de ser hembras serían rápidamente abordadas por machos que quieran copular (Castro, 1995).

Desde el punto de vista de los machos, en una percha que es poco frecuentada la probabilidad de encontrar hembras se reduce y con ello la probabilidad de copular. En perchas más cercanas al sustrato se podría facilitar la detección de hembras. Además, estas perchas cercanas podrían ser buenas posiciones para adquirir visibilidad, al funcionar como puntos de orientación para el vuelo de las moscas. Las perchas a 2 y 5 cm fueron similarmente utilizadas, lo que puede deberse a que ambas estaban muy cerca, casi en contacto con las plastas. De hecho, la percha a 2 cm de altura estaba por debajo del límite superior de las plastas y las moscas podían pasar caminando, casi sin necesidad de volar.

Los aterrizajes de moscas en una percha no parecen estar influenciados por la cantidad de moscas que haya previamente en la misma. Aterrizar es en realidad muy sencillo, y se puede dar con el fin de encontrar otras moscas o simplemente para descansar. Sin embargo, en términos de comportamiento, no es igual una mosca que aterriza y se queda, a una mosca que aterriza y se va rápido.

La cantidad de interacciones agresivas y la cantidad de intentos de cópula sí está correlacionada con la densidad de individuos en la percha a 5 cm de altura, lo cual tiene sentido ya que fue una de las perchas más frecuentadas. Al aumentar la densidad de moscas disminuye la distancia entre las mismas y es más fácil que interactúen. Conejo-Barboza (2008) encontró que la distancia de ataque de *Archiseptis* sp. disminuye con la densidad de individuos sobre la percha. Es probable que la mayoría de individuos observados en estas perchas fueran machos, ya que éstos suelen presentarse en mayores cantidades que las hembras (Eberhard, 2002, 2005). Muy probablemente las peleas entre individuos se den con el fin de mantener un espacio libre de otros machos que puedan obstruir un rápido abordaje de la hembra que llegue. Castro (1995) propuso que existe dominancia dentro de las perchas y las interacciones agresivas son solamente demostraciones de fuerza por parte de los machos dominantes.

Se cumple la predicción de que las moscas prefieren perchas más cercanas al sustrato y que al aumentar la densidad de moscas aumenta la cantidad de interacciones antagonistas e intentos de cópula. Es probable que la mayor cantidad de interacciones antagonistas se dieran entre individuos de la misma especie (interacciones intraespecíficas). Sin embargo, no se descarta que se den estas “peleas” entre individuos de especies diferentes (interacciones interespecíficas). De hecho, en los videos se observaron moscas pequeñas atacando moscas más grandes, pero como las interacciones asociadas al comportamiento reproductivo de las moscas fueron evaluadas a un nivel general (sin diferenciar géneros ni especies), no fue posible diferenciar la frecuencia con que ocurren interacciones intraespecíficas e interespecíficas por separado en este estudio.

Agradecimientos

Se agradece a William Eberhard por su colaboración en la revisión de los análisis de datos y la literatura facilitada. A Gilbert Barrantes y Mauricio Fernández por sus comentarios sobre los análisis de datos y el manuscrito. A los compañeros de grupo por la cuidadosa planeación del experimento y el exitoso trabajo de campo. A la Universidad de Costa Rica, especialmente a Federico Bolaños, Mauricio Fernández y Jeffrey Sibaja por la logística y coordinación del curso de Biología de Campo.

Bibliografía

Aguilar, P. (1999). Interacciones biológicas y ecológicas de los insectos del estiércol. Curso de Biología de Campo, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Pp. 2-7.

- Castro, N. (1995). Estudio preliminar del comportamiento sexual en un sitio de encuentro de sépsidos (Diptera: Sepsidae) en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito. Curso de Biología de Campo, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Pp. 120-129.
- Conejo-Barboza, A. M. (2008). Territorialidad y función de la posición sobre las hojas en *Archiseptis* sp. (Diptera: Sepsidae). Curso de Biología de Campo, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Pp. 125-129.
- Cordero, A. (1998). Distribución espacial y temporal de sépsidos (Sepsidae: Diptera) en condiciones de luz y sombra. Curso de Biología de Campo, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Pp. 42-46.
- Eberhard, W. G. (1996). *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Nueva Jersey, EEUU: Princeton University Press.
- Eberhard, W. G. (2000). Behavior and reproductive status of *Microsepsis armillata* (Diptera: Sepsidae) flies away from oviposition sites. *Entomological Society of America*, 93(4), 966-971.
- Eberhard, W. G. (2001). Courtship and multi-stage transfer of material to the female's wings during copulation in *Microsepsis armillata* (Diptera: Sepsidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 74 (2), 70-78.
- Eberhard, W. G. (2002). The relation between aggressive and sexual behavior and allometry in *Palaeosepsis dentatiformis* flies (Diptera: Sepsidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 75 (4), 317-332.
- Eberhard, W. G. (2005). Las moscas Sepsidae: una curiosa atracción. En J. Lobo & F. Bolaños (Eds.). *Historia Natural de Golfito* (pp. 139-148). Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Ferreira, T. & W. Rasband. (2011). ImageJ user guide: IJ 1.45m. Disponible en: <http://rsbweb.nih.gov/ij/index.html>. Accedido el 22 de febrero de 2015.
- Janzen, D. (Ed.) (1991). *Historia natural de Costa Rica*. San José, Costa Rica: Universidad de Costa Rica.
- Loría, L. A. (2000). Preferencia de percha por *Archiseptis* y *Microsepsis* (Diptera: Sepsidae). Curso de Biología de Campo, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Pp. 83-93.
- Parker, G. A. (1972). Reproductive Behaviour of *Sepsis cynipsea* (L.) (Diptera: Sepsidae). I. A Preliminary Analysis of the Reproductive Strategy and Its Associated Behaviour Patterns. *Behaviour*, 41 (1/2), 172-206.
- Silva, V. C. (1997). Sepsidae. En A. Solís (Ed.). *Las Familias de insectos de Costa Rica* (pp.). Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad. <http://www.inbio.ac.cr/papers/insectoscr/Texto639.html>

CUADRO 1

Correlaciones no paramétricas de Spearman entre el número máximo de moscas y la cantidad de aterrizajes, interacciones antagonistas e intentos de cópula en cada altura de percha y zona específica de percha. Probabilidades significativas se resaltan en negrita.

Número máximo de moscas	Aterrizajes			Interacciones antagonistas			Intentos de cópula		
	N	ρ	p	N	ρ	p	N	ρ	p
<i>Altura de percha</i>									
2 cm	21	0.02	0.942	16	0.35	0.177	16	0.30	0.263
5 cm	21	-0.19	0.396	16	0.74	0.001	16	0.49	0.051
15 cm	5	0.32	0.596	2	-	-	2	-	-
<i>Zona específica de percha</i>									
Apical	19	0.06	0.815	17	-0.19	0.456	17	0.31	0.220
Central	17	0.09	0.740	10	0.41	0.235	10	-	-
Distal	11	-0.50	0.119	7	0.24	0.601	7	0.64	0.119

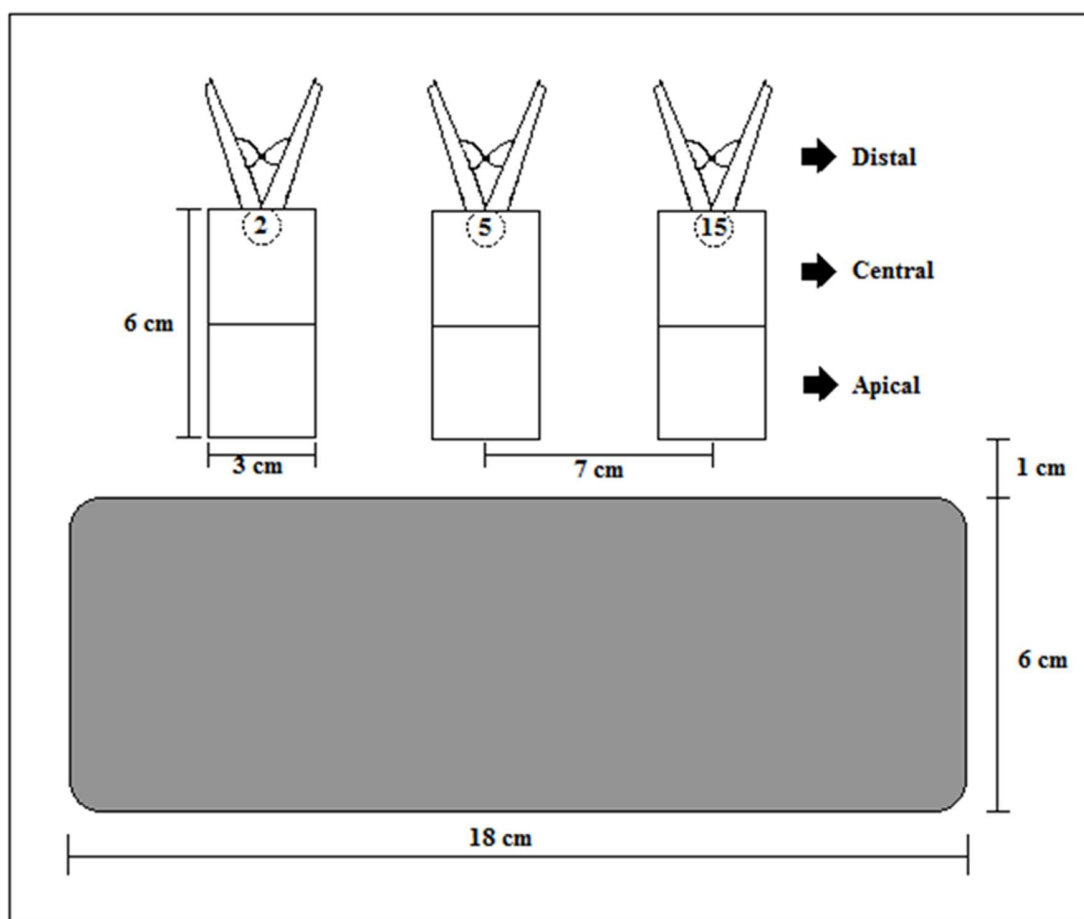


Figura 1. Vista bidimensional (desde arriba) de los elementos que componen cada unidad experimental (UE): una plasta con tres perchas artificiales. Los números encerrados en círculo indican la altura de percha (cm). Las zonas apical y central de percha corresponden a ambas mitades de la lámina, y la zona distal corresponde a la prensa que une la lámina al alambre.

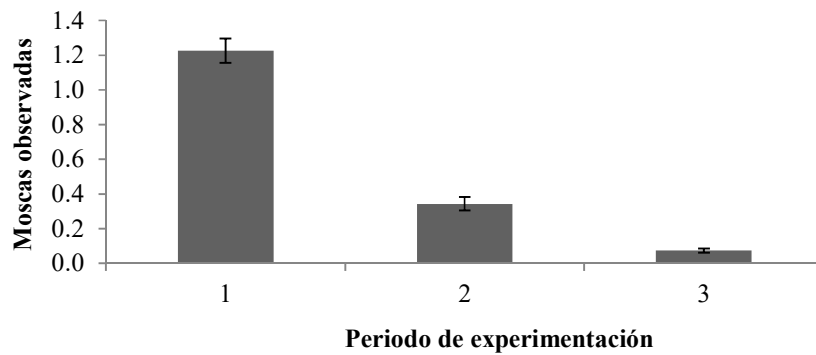


Figura 2. Promedio (\pm error estándar) de moscas reclutadas en los tres periodos de experimentación, realizados a las 8:30 a.m., 9:30 a.m. y 10:30 a.m. respectivamente. En cada uno se evaluaron simultáneamente dos UE (1-2, 3-4 y 5-6).

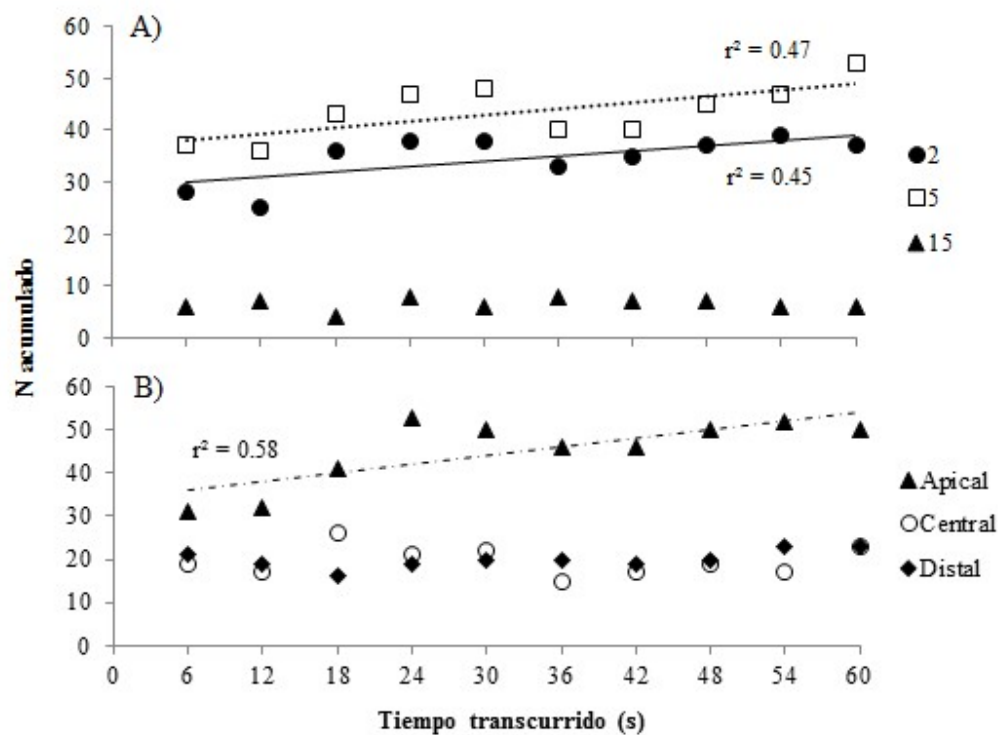


Figura 3. Número acumulado de moscas perchadas en 10 momentos a lo largo de 1 minuto en las diferentes alturas de percha (A) y zonas específicas de percha (B). Las líneas se indican para las regresiones significativas ($p < 0.05$).

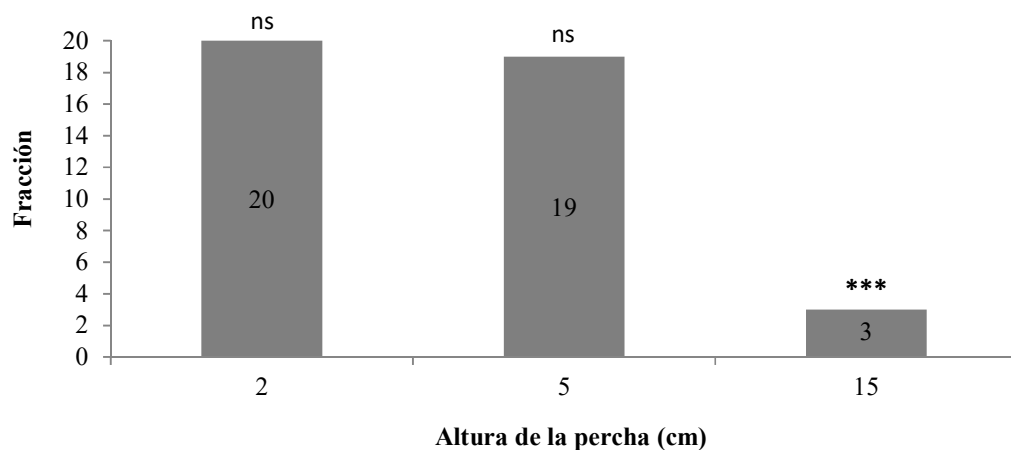


Figura 4. Fracción de observaciones (total=30) en que el número de moscas utilizando cada percha fue mayor al valor esperado (33.3% del total de individuos para cada altura de percha). Las pruebas de Chi Cuadrado compararon los valores de barra contra el esperado de que sólo en el 50% de las observaciones se supera el número esperado de moscas en cada altura de percha (*** $p < 0.001$, ns = no significativo).

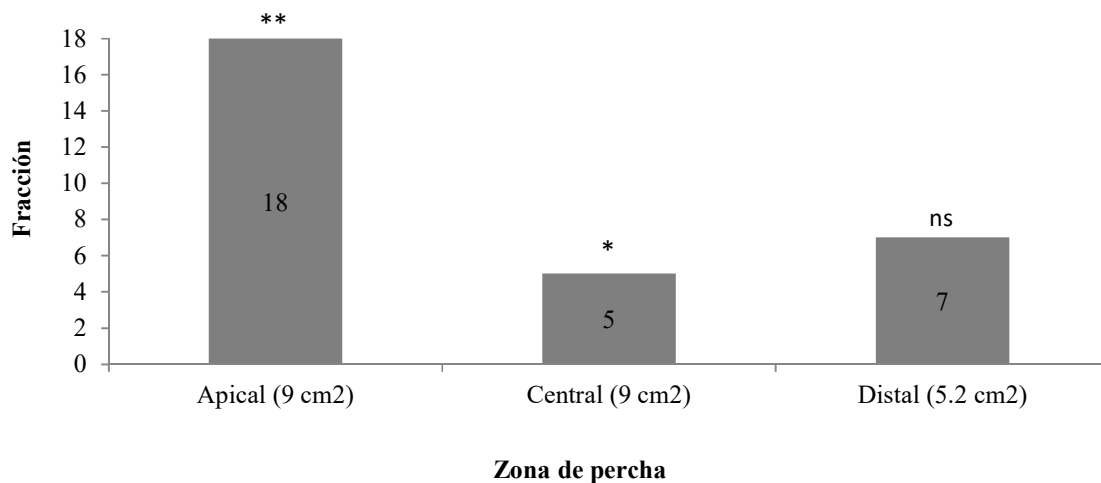


Figura 5. Fracción de observaciones (total=22) en que el número de moscas utilizando cada zona de percha fue mayor al valor esperado (39% del total de individuos para la zona apical, 39% para la zona central y 22% para la zona distal, según el área disponible en cada zona específica de percha). Las pruebas de Chi Cuadrado compararon los valores de barra contra el esperado de que sólo en el 50% de las observaciones se supera el número esperado de moscas en cada zona específica de percha (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, ns=no significativo).

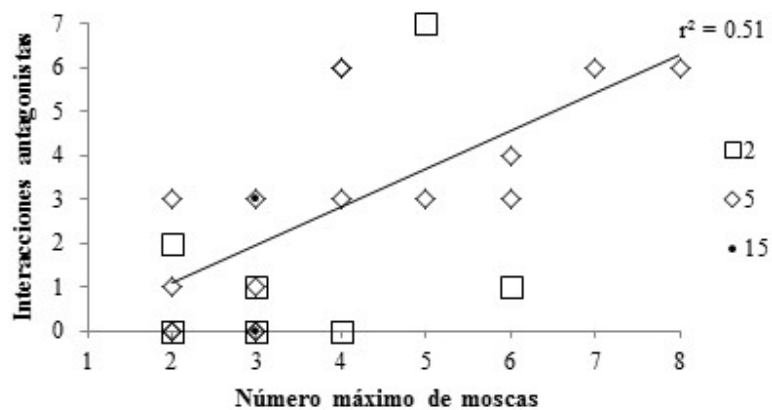


Figura 6. Correlación entre el número de interacciones antagonistas y el número máximo de moscas observado (excluyendo 0 y 1) en cada altura de percha. La línea indica correlación significativa ($p < 0.05$).

Diversidad y patrones de actividad de visitantes florales en *Dicraspidia donnell-smithii* (Muntingiaceae) en Golfito, Costa Rica

Irene Calderón-Sanou¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; irecalsa@gmail.com

Coordinador: Mario Blanco

Resumen: La abundancia de visitantes y la frecuencia de visitación pueden ser la clave para determinar los posibles polinizadores de una especie. Este estudio tiene como principales objetivos investigar cuáles son los posibles polinizadores de *Dicraspidia donnell-smithii*, especie abundante en La Gamba, Golfito, de la cual no se tiene información de su biología reproductiva, y determinar si existe variación en la frecuencia de visitación de flores a lo largo del día. Las observaciones se llevaron a cabo de 5:30 am a 2:00 pm (12 md el último día), en cinco parches de flores a lo largo de la calle a La Gamba. Se hacían observaciones de 10 min, separadas por intervalos de 20 min y en estas se contaba e identificaba el número de visitantes por flor y se anotaba su comportamiento. Se realizaron además observaciones de la condición de la flor a lo largo del día para estudiar la antésis floral. Los visitantes más abundantes fueron *Trigona fuscipennis* y *T. fulviventris*. La frecuencia de visitación de las abejas fue mayor a primeras horas de la mañana y disminuyó cerca del medio día, lo que coincidió con el periodo de apertura de las flores. La actividad más observada en el comportamiento de las abejas fue la recolección de polen. La abundancia, la alta frecuencia de visitación y el comportamiento *T. fuscipennis* y *T. fulviventris* sugieren que pueden ser los polinizadores legítimos de *D. donnell-smithii*.

Palabras clave: frecuencia de visitación, polinización, Meliponini, apertura floral, recolección de polen.

Dicraspidia donnell-smithii Standl. es un árbol que es común encontrar en pendientes, a orillas de las calles o en sitios con crecimiento secundario. Presenta flores radiales amarillas, con pétalos grandes muy llamativos y numerosos estambres rodeando el pistilo, que se pueden encontrar, junto con los frutos, a lo largo de todo el año (Gargiullo *et al.*, 2008; Figura 1). A pesar de estas características que la hacen una especie fácil de estudiar no se conoce nada de la biología reproductiva de *D. donnell-smithii*, mientras que para la otra especie de la familia presente en Costa Rica, *Muntingia calabura* L. ha habido un mayor esfuerzo de investigación y son mejor conocidos sus sistemas de polinización y dispersión (Webb, 1984; Figueiredo *et al.*, 2008).

Estas dos especies tienen en común que se mantienen una floración a lo largo de todo el año y tienen flores abiertas, en forma de disco, con numerosos estambres rodeando el pistilo. Las flores de *M. calabura*, a diferencia de *D. donnell-smithii*, tienen pétalos blancos y se ha encontrado que son polinizadas por abejas (Webb, 1984; Figueiredo *et al.*, 2008). Debido a la similaridad estructural de la flor, se podría pensar que las abejas pueden ser también los polinizadores legítimos de *D. donnell-smithii*, pero la composición de especies va a variar dependiendo del lugar.

La presión que ejerce un animal visitante en la evolución de una flor va a depender de la eficacia de este animal para llevar a cabo la polinización (Herrera, 1996, 1989). La eficacia de la polinización puede depender de una combinación de variables que incluyen la frecuencia de visitación, el tiempo del día en el que se da la visitación con relación a la antésis floral, la capacidad de transferir el polen y la abundancia del polinizador (Herrera 1989; Stone 1996).

Este estudio tiene como objetivos investigar cuáles son los posibles polinizadores de *D. donnell-smithii* por medio de la frecuencia de visitación y el comportamiento de los visitantes florales y determinar si existe variación en la frecuencia de visitación de flores a lo largo del día, y si los picos de visitación coinciden con la apertura floral. Se espera que la frecuencia de visitación varíe según la hora del día.

Materiales y métodos

Sitio de estudio. — El estudio se realizó del 18 al 20 de enero de 2015 en el camino principal a La Gamba, en Golfito, Costa Rica. El área de estudio consiste principalmente en bosque secundario y se encuentra dentro del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. Según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1971), corresponde a un Bosque Tropical Húmedo. Esta zona presenta una precipitación anual de 4500-5000 mm con una estación seca muy corta de enero a abril, y su temperatura anual promedio es de 29°C con una humedad relativa de 81 a 91% (Maldonado, 2005).

Recolección de datos. — Se seleccionaron cinco sitios a lo largo del camino, en un transecto de unos 300 m, que tuvieran uno o varios individuos de *D. donnell-smithii* con abundantes flores. En primera instancia se comprobó si las flores tenían néctar o cámaras de néctar. Las observaciones se llevaron a cabo de 5:30 am a 2:00 pm los dos primeros días y a las 12:00 md el tercer día. En este tiempo se realizaron observaciones de 10 min en las cuáles se contaba en un primer instante el número de visitantes de cada morfoespecie por flor y el resto del tiempo se realizaban anotaciones generalizadas del comportamiento de los visitantes. Entre cada periodo de 10 min se realizaba un descanso de 20 min en el cuál se capturaron las diferentes morfoespecies para su posterior identificación. La captura se realizó principalmente el primer día en parches de flores que no estuvieran siendo observados para no afectar la visitación; los siguientes días se capturaban los insectos en caso de que correspondieran a una nueva morfoespecie o hubiera duda de su identificación. Además, el primer día se realizaron observaciones de la condición de la flor (abierta, semi-abierta o marchita) dentro del mismo tiempo de muestreo, al inicio de cada observación, para estudiar la antesis floral. Cada día se ubicó una persona diferente por sitio, por lo que hubieron un total de 15 observadores. En cada sitio, el observador escogía del parche un máximo de 10 flores para observar. La cantidad de flores seleccionadas variaba entre sitio y día.

El comportamiento de los visitantes observado se resumió en cinco categorías: “Recolección de polen” cuando la abeja se mantenía sobre los estambres manipulando el polen con las patas; “Roce con estigma” cuando alguna parte del cuerpo tocaba de forma evidente el estigma; “Sobre pétalos” cuando la abeja se posaba o caminaba por los pétalos; “Interacciones antagónicas” si había algún contacto agresivo o desplazamiento entre individuos; y “Sobrevolar la flor” cuando la abeja volaba arriba de la flor.

Análisis estadísticos. —. Para analizar la apertura floral durante el día se hicieron intervalos de tiempo de 1 hora y se calculó la frecuencia de flores según su condición para cada intervalo. Se hizo un chi cuadrado de homogeneidad para determinar si existían diferencias en estas frecuencias entre los diferentes periodos del día. Para ver la variación en la frecuencia de visitación con respecto a la hora de día y el sitio se hizo un ANDEVA de dos vías utilizando como variable respuesta el promedio de visitas por flor y como variables independientes la hora del día y el sitio. Se utilizó para esto el programa JMP 7.0.

Resultados

No se encontró néctar ni cámaras de néctar en las flores. Se observaron en total 102 flores y se hicieron un total de 1610 observaciones de visitación. La mayoría de visitantes florales observados corresponden a las llamadas abejas sin aguijón de la tribu Meliponini (Figura 2). Las especies más abundante en las flores fueron *Trigona fuscipennis*, con 65,5% del total de visitas, y *T. fulviventris* con 29,7%. Otras abejas visitadoras fueron mucho menos frecuentes (Figura 2). Se observaron también visitas ocasionales de una mosca de la familia Sarcophagidae, un coleóptero, un saltamontes y un chinche que permaneció por varias horas en una flor alimentándose de partes florales.

La condición de la flor (abierta, semi-abierta o marchita) difiere según la hora del día ($\chi^2=115.77$, g.l.=10, $p<0.001$; Figura 3). En las primeras horas de la mañana es mayor la proporción de flores abiertas y semi-abiertas, que corresponden probablemente a flores que se están abriendo; a partir de las 7 a.m. comienzan a haber flores marchitas, pero siguen siendo las flores abiertas las dominantes; a partir del

mediodía la proporción de flores abiertas decae considerablemente y son las flores marchitas y semi-abiertas las más dominantes.

La frecuencia de visitación varía a lo largo del día ($F_{(16,1594)}=23.39$, $p<0.001$; Figura 4) y entre los sitios ($F_{(4, 1606)}=54.33$, $p<0.001$; Figura 5). Además, la variación en la frecuencia de visitación según la hora es diferente para cada sitio ($F_{(64, 1546)}=2.10$, $p<0.001$; Figura 6). Hay una tendencia a que la visitación sea mayor después de la salida del sol y disminuya a partir de las 10:30 a.m. . A las 2 de la tarde no se observaron visitas ninguno de los días.

En cuanto al comportamiento de los visitantes, la mayoría de las observaciones corresponden a la recolección de polen por parte de las abejas (Figura 7). Estas se observaron desplazándose sobre las anteras y manipulando el polen. En algunos casos las abejas se levantaban volando sobre la flor para pasar el polen a la corbícula. Se registraron pocas observaciones de abejas teniendo contacto con el estigma ya fuera posando sus patas sobre el estigma para sostenerse o pasando por encima de este mientras se desplazaban. Algunas abejas se observaron posadas o caminando en los pétalos de la flor. En los casos donde había más de una abeja se pudieron observar interacciones antagonistas en las cuales las abejas se desplazaban unas a las otras, pareciendo ser *T. fuscipennis* la más agresiva y *T. fulviventris* la más desplazada.

Discusión

La abundancia y frecuencia de visitación son factores cuantitativos que permiten estimar la eficacia de la polinización (Herrera, 1989; Fumero-Cabán & Meléndez-Ackerman, 2007). Desde esta perspectiva los resultados del estudio sugieren que *T. fuscipennis* y *T. fulviventris* son posibles polinizadores legítimos de *D. donnell-smithii* en La Gamba debido a que son abundantes y tienen una frecuencia de visitación alta en las flores. Las abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) son el grupo más grande de abejas sociales (Michener, 2000) y constituyen los principales polinizadores nativos de los ecosistemas tropicales (Heard, 1999), aunque pueden ser desplazados y superados en número por *Apis mellifera* en lugares donde se ha establecido esta especie introducida (Michener, 2000). Las abejas, en general, son polinizadores eficaces debido a que buscan néctar y polen como principales recursos, son abundantes y visitan un gran rango de tipos de flores (Amano *et al.*, 2000; Michener, 2000). Se ha comprobado que la otra especie de la familia Muntingiaceae presente en Costa Rica, *M. calabura*, es polinizada principalmente por abejas (Figueiredo *et al.*, 2008). Ambas especies presentan una flor abierta en forma de disco con numerosos estambres que puede resultar atractivo para las abejas. Además, el color de la corola de estas especies, amarillo y blanco, parece ser común en flores que ofrecen polen como recompensa para atraer abejas (Willmer, 2011).

Las recompensas florales son componentes de la flor que pueden ser usados por los animales y de esta forma se asegura una visitación repetida por parte de estos que puede dar lugar a la polinización (Simpson & Neff, 1981) En este caso la mayor actividad de las abejas en las flores de *D. donnell-smithii* fue la recolección de polen lo que sugiere que el polen es el mayor atractivo de la flor. Incluso se observaron peleas entre las abejas visitando una misma flor lo que puede indicar que el polen es un recurso valorado en el ambiente, aunque es común en las abejas sin aguijón desplazarse las unas a las otras en competencia por un mismo recurso (Johnson & Hubbell, 1974; Dworschak & Blüthgen, 2010). El polen constituye la mayor fuente de nitrógeno para la gran mayoría de especies de abejas (Keller *et al.*, 2005) y un mayor consumo de este puede aumentar su tamaño, supervivencia y longevidad (Schmidt *et al.*, 1987). La larga permanencia de las abejas en las flores manipulando el polen sugiere que pueden funcionar como polinizadores efectivos. Además, aunque se registraron pocas observaciones de contacto con el estigma es probable que durante el desplazamiento en el interior de la flor muchas de las abejas tuvieran contacto con el estigma y esto haya escapado de los ojos del observador por la dificultad de la visibilidad a distancia y el tiempo limitado en el que se observaba el movimiento de la abeja. Las abejas sin aguijón tienden a tener un mayor contacto con el estigma de las flores en su actividad de recolección de polen (Heard, 1994).

La sincronización de la antesis floral con el periodo de actividad del polinizador puede ser un indicador de que se está llevando a cabo una polinización más eficaz (Herrera, 1989; Glover, 2007). La variación en la frecuencia de visitación observada demuestra que la mayor cantidad de visitas tiende a ser en la mañana después de la salida del sol y que a partir de las 10:30 a.m. la actividad disminuye significativamente. La actividad de forrajeo de las abejas es limitada durante el día y es fuertemente influenciada por la temperatura; las altas temperaturas del medio día pueden afectar la actividad de las abejas y a su vez afectar el éxito en el forrajeo y la eficacia en la polinización (Corbet *et al.*, 1993), lo que podría explicar su mayor actividad antes de estas horas. El periodo de apertura floral observado en *D. donnell-smithii*, donde las flores se mantenían en su mayoría abiertas en la mañana y después del mediodía comenzaban a cerrarse y marchitarse, coincide con la actividad de forrajeo de las abejas visitantes. Se ha observado que en algunas abejas del género *Melipona* los adultos pueden especializarse en la recolección de néctar, polen o resina durante toda su vida, y aquellos que recolectan polen lo hacen por lo general durante 1 a 3 horas en la mañana, mientras que los que recolectan néctar tienen una mayor actividad forrajeando tanto en la mañana como en la tarde (Biesmeijer & Toth, 1998). Aunque no se realizaron observaciones después de las 2 pm, las flores a esta hora presentaban ya anteras café poco llamativas y algunas flores completamente marchitas con partes de la corola faltantes, lo que puede indicar que las flores ya no estaban receptivas ni atractivas para los polinizadores. Las primeras flores se abrían poco antes de la hora en que comenzaban las observaciones, ya que a esta hora aún habían unas flores cerradas.

Las flores de *D. donnell-smithii* parecen tener una adaptación al régimen lumínico con la capacidad de cerrarse en condiciones de alta luminosidad y recuperar la turgencia después de haberse cerrado al disminuir la intensidad lumínica. Esto podría explicar el aumento del número de flores semi-abiertas observadas después del medio día que pueden corresponder tanto a flores que se estaban marchitando debido al fuerte sol o flores que están recobrando su turgencia, en el caso de flores que quedaron en la sombra. En todo caso, la oscurecimiento de las anteras debido al desgaste era evidente en las flores a esas horas del día y por lo tanto su atractivo era menor.

La mayor variabilidad que se presenta en la tasa de visitación durante la mañana podría ser explicada en parte por las diferencias micro ambientales entre sitios; los polinizadores pueden ser selectivos en cuanto a las flores que visitan con respecto a condiciones micro climáticas del sitio como intensidad lumínica, exposición al viento, humedad, temperatura (Corbet, 1990; McCall & Primack, 1992; Herrera, 1995a, 1995b), y eso podría explicar que la variación en frecuencia de visitación fuera diferente para cada sitio. Incluso el microclima a nivel de una flor puede influenciar el tiempo de apertura de esta, la extrusión y dehiscencia de anteras y la exposición y receptividad del estigma (Corbet, 1990), lo que podría explicar la variabilidad en la tasa de visitación dentro de un sitio. Se ha visto también que los patrones de visitación pueden variar según la disposición de las flores en una planta (Thompson, 2001). La selectividad del polinizador podría entonces estar sucediendo a nivel de cada flor y al haberse tratado con flores diferentes cada día se estaría incorporando aún más variabilidad en los resultados.

Sin embargo, no se tomaron datos sobre las condiciones microclimáticas de los sitios ni de las flores por lo que no se puede afirmar que esta sea la razón de la variabilidad. La cercanía al nido de las abejas podría influenciar en el número de visitantes que llegan. Breed *et al.* (2002) observaron en algunas abejas del género *Trigona* que estas podían recordar el tiempo del día y la localización de un recurso diario disponible. Es lógico que el reclutamiento sea mayor en los recursos más cercanos al nido debido al menor gasto energético que implica el desplazamiento y la localización del recurso (Michener, 1974).

Otra característica que podría estar causando esta variación son las diferencias en la densidad de flores. El tamaño de los parches de flores variaba entre sitios de un día para otro. Una mayor abundancia de flores puede generar una señal mas llamativa para la atracción de polinizadores y esto puede afectar la selectividad del polinizador (Hegland & Boeke, 2006), creando así variabilidad en la tasa de visitación al no discriminar entre tamaños de los parches.

Este estudio tiene un enfoque en las características cuantitativas de la polinización como lo son la frecuencia de visitación y la abundancia del polinizador. Sin embargo, para comprobar que un visitador es un polinizador legítimo y eficaz se necesita complementar con estudios cualitativos que incluyan características como la frecuencia de deposición del polen en los estigmas, el número de polen depositado y la calidad de éste (Herrera, 1987; Aizen & Harder, 2007; King *et al.*, 2013). Algunas plantas tienen como método alternativo a la polinización cruzada la auto polinización (Glover, 2007). Es necesario comprobar si la flor de *D. donnell-smithii* es auto compatible, ya que de esto depende que tan dependiente sea la planta de los polinizadores para reproducirse, lo que podría indicar que tan fuerte es la presión selectiva que estos ejercen sobre los rasgos de las flores (Fumero-Cabán & Meléndez-Ackerman, 2007).

Agradecimientos

Se agradece a Mario Blanco, coordinador del proyecto, por la guía a través de la toma y análisis de datos. Se agradece también a Paul Hanson por su ayuda para identificar los especímenes, a Federico Bolaños por sus sugerencias para los análisis estadísticos y a Mauricio Fernández por colaborar con el transporte. Por ultimo a los compañeros del curso que hicieron posible el trabajo.

Bibliografía

- Aizen, M. A., & Harder, L. D. (2007). Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 88(2), 271-281.
- Amano, K., Nemoto, T., & Heard, T. A. (2000). What are stingless bees, and why and how to use them as crop pollinators?-a review. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 34(3), 183-190.
- Biesmeijer, J. C. & Toth, E. (1998). Individual foraging, activity level and longevity in the stingless bee *Melipona beecheii* in Costa Rica (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Insectes Sociaux*, 45, 427-443.
- Breed, M. D., Stocker, E. M., Baumgartner, L. K., & Vargas, S. A. (2002). Time-place learning and the ecology of recruitment in a stingless bee, *Trigona amalthaea* (Hymenoptera, Apidae). *Apidologie*, 33, 251-258.
- Corbet, S. A. (1990). Pollination and the weather. *Israel Journal of Botany*, 39, 13-30.
- Corbet, S. A., Fussell, M., Ake, R., Fraser, A., Gunson, C., Savage, A., & Smith, K. (1993). Temperature and the pollinating activity of social bees. *Ecological Entomology*, 18(1), 17-30.
- Dworschak, K., & Bluethgen, N. (2010). Networks and dominance hierarchies: does interspecific aggression explain flower partitioning among stingless bees?. *Ecological Entomology*, 35(2), 216-225.
- Figueiredo, R. A. D., Oliveira, A. A. D., Zacharias, M. A., Barbosa, S. M., Pereira, F. F., Cazela, G. N., ... & Camargo, R. A. D. (2008). Reproductive ecology of the exotic tree *Muntingia calabura* L. (Muntingiaceae) in southeastern Brazil. *Revista Árvore*, 32(6), 993-999.
- Fumero-Cabán, J. J., & Meléndez-Ackerman, E. J. (2007). Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany*, 94(3), 419-424.
- Gargiullo, M., Magnuson, B., & Kimball, L. (2008). *A field guide to plants of Costa Rica*. Oxford, Inglaterra: Oxford University Press.
- Glover, B. J. (2007). *Understanding flowers and flowering: an integrated approach*. Oxford, Inglaterra: Oxford University Press.

- Heard, T. A. (1994). Behaviour and pollinator efficiency of stingless bees and honey bees on macadamia flowers. *Journal of Apicultural Research*, 33(4), 191-198.
- Heard, T. A. (1999). The role of stingless bees in crop pollination. *Annual review of entomology*, 44(1), 183-206.
- Hegland, S. J., & Boeke, L. (2006). Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology*, 31(5), 532-538.
- Herrera, C. M. (1987). Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 50, 79-90.
- Herrera, C. M. (1989). Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system. *Oecologia*, 80(2), 241-248.
- Herrera, C. M. (1995a). Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology*, 76, 218-228.
- Herrera, C. M. (1995b). Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology*, 76(5), 1516-1524.
- Herrera, C. M. (1996). Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. En: D. G. Lloyd & S. C. H. Barrett (Eds.) *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants* (pp. 65-87). Nueva York, Estados Unidos: Chapman & Hall.
- Holdridge, L.R., Grenke, W.C, Hatheway, W.H., Liang, T. & Tosi, J.A. (1971). *Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study*. Oxford, Inglaterra: Pergamon Press.
- Johnson, L.K. & Hubbell, S.P. (1974). Aggression and competition among stingless bees: field studies. *Ecology*, 55, 120-127.
- Keller, I., Fluri, P., & Imdorf, A. (2005). Pollen nutrition and colony development in honey bees: part I. *Bee World*, 86(1), 3-10.
- King, C., Ballantyne, G., & Willmer, P. G. (2013). Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(9), 811-818.
- Maldonado, T. (2005). Características geográficas de la región de Golfito. En : J. Lobo & F. Bolaños (Eds.). *Historia natural de Golfito, Costa Rica* (pp. 19- 23). Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Editorial INBio.
- McCall, C., & Primack, R. B. (1992). Influence of flower characteristics, weather, time of day, and season on insect visitation rates in three plant communities. *American Journal of Botany*, 79(4), 434-442.
- Michener, C.D. (1974). *The social behavior of the bees*. Cambridge, Estados Unidos: Harvard University Press.
- Michener, C. D. (2000). *The bees of the world*. Maryland, Estados Unidos: Johns Hopkins University Press.
- Schmidt, J. O., Thoenes, S. C. & Levin, M. D. (1987). Survival of honey bees, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae), fed various pollen sources. *Annals of the Entomological Society of America*, 80, 176-183.
- Simpson, B. B. & Neff, J. L. (1981). Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68, 301-322.

- Stone, J. L. (1996). Components of pollination effectiveness in *Psychotria suerrensis*, a tropical distylous shrub. *Oecologia*, 107(4), 504-512.
- Thompson, J. D. (2001). How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system?. *Oecologia*, 126(3), 386-394.
- Webb, C. J. (1984). Flower and fruit movements in *Muntingia calabura*: a possible mechanism for avoidance of pollinator-disperser interference. *Biotropica*, 16, 37-42.
- Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. New Jersey, Estados Unidos: Princeton University Press.



Figura 1. Flor de *Dicraspidia donnell-smithii* siendo visitada por *Trigona* sp. en La Gamba, Golfito.

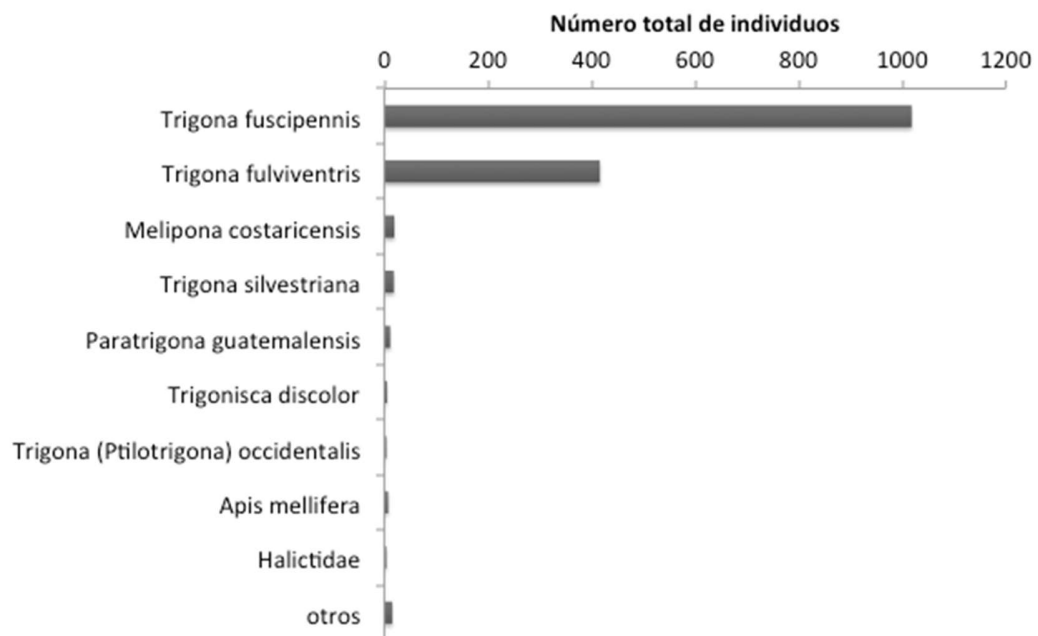


Figura 2. Abundancia total de visitantes florales de *Dicraspidia donnell-smithii* según su grupo taxonómico en Golfito, Costa Rica.

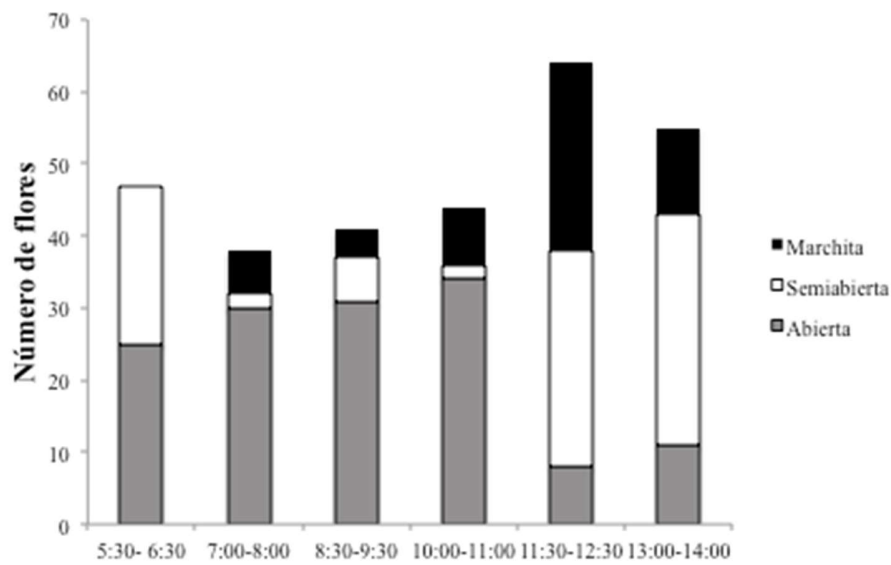


Figura 3. Frecuencia de flores de *Dicraspidia donnell-smithii* según su condición (abierta, semi-abierta, marchita) en diferentes horas del día en Golfito, Costa Rica. N=289.

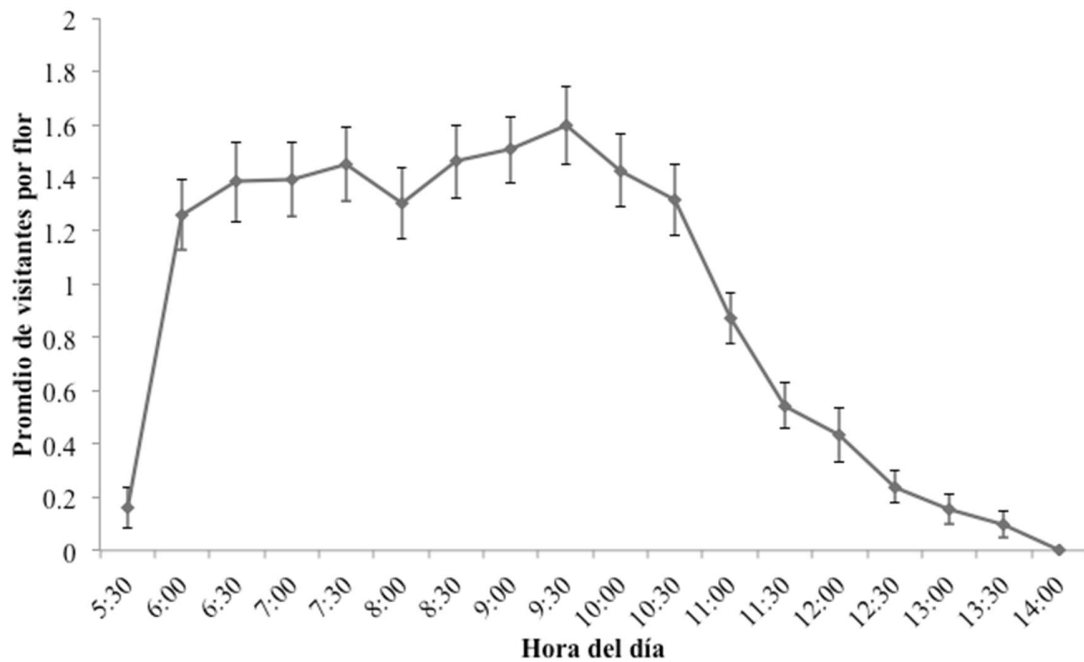


Figura 4. Variación en el número promedio de visitantes florales (\pm EE) a lo largo del día en Golfito, Costa Rica. Número total de visitas=1610.

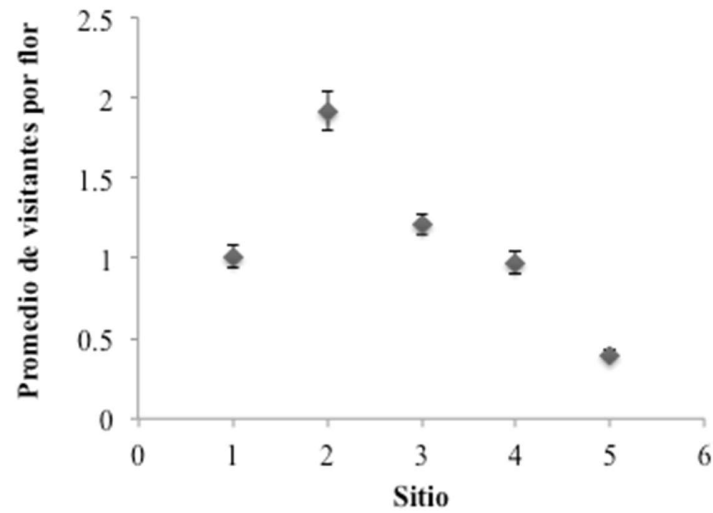


Figura 5. Promedio de número de visitantes por flor (\pm EE) para cada sitio de estudio en Golfito, Costa Rica. Número total de visitas = 1610.

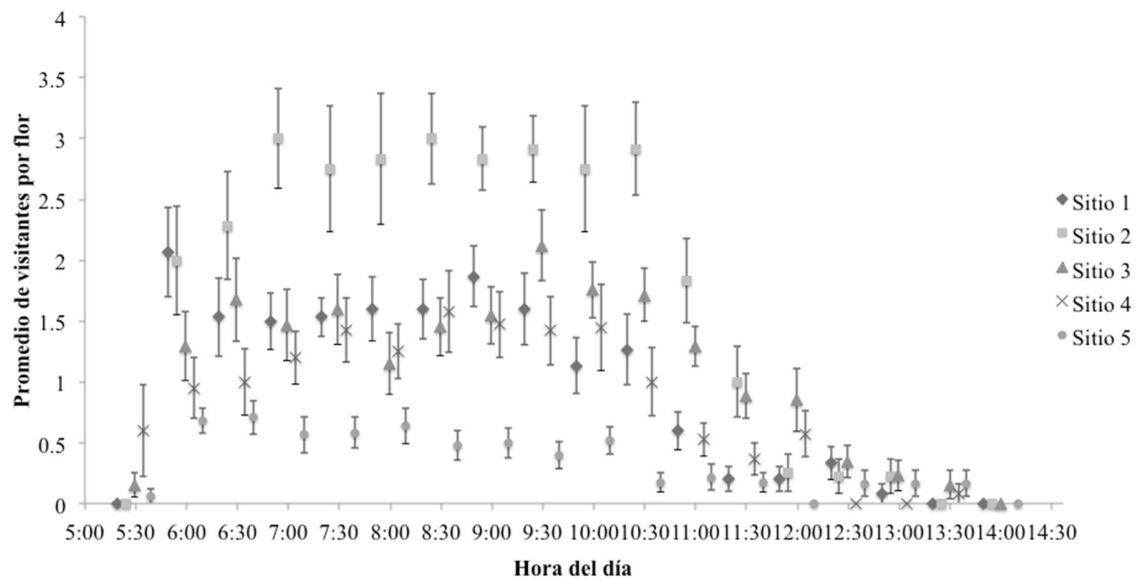


Figura 6. Variación del promedio de número de visitantes por flor (\pm EE) con respecto a la hora del día para cada sitio en Golfito, Costa Rica. Número total de visitas = 1610.

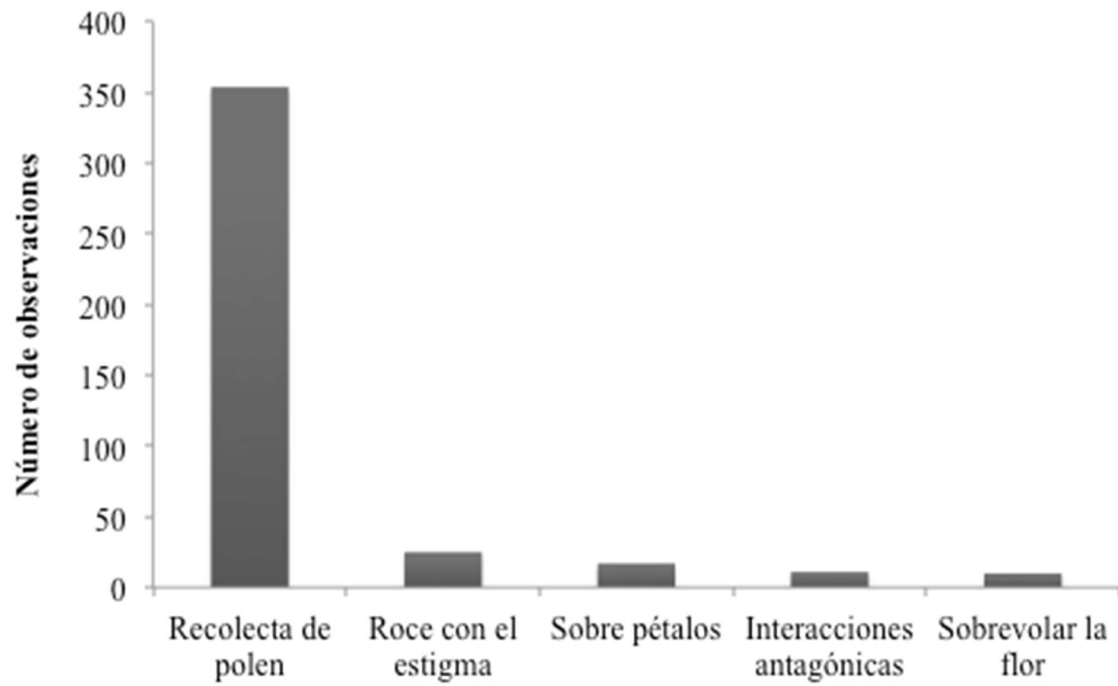


Figura 7. Número de observaciones por tipo de comportamiento de los visitantes florales de *Dicraspidia donnell-smithii* en Golfito, Costa Rica. N=424.

Producción de néctar y registro de visitantes florales como posibles polinizadores de *Calathea lutea* (Marantaceae)

Laura Campos-Esquivel¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; laurace10@gmail.com

Coordinador: Jorge Lobo

Resumen: Debido a la complejidad de la estructura floral, *Calathea* spp. presenta un sistema de polinización con alto grado de especialización. A pesar de la gran diversidad del género en el Neotrópico, son muy escasos los estudios sobre su biología de polinización. Se determinó la variación en la producción de néctar durante el día, en flores de *C. lutea* cuyo mecanismo de transferencia de polen fue activado (abierto) y en flores donde no (cerrado). Para esto se comparó una medida inicial y una final del volumen de néctar. Además se realizaron observaciones sobre: la frecuencia de visitantes en las flores a través de grabaciones, se comparó el polen de *C. lutea* con el polen del cuerpo de abejas capturadas, y se contó el número de flores abiertas y cerradas, como medida indirecta del éxito de polinización. Se obtuvo que independientemente si el mecanismo de transferencia de polen de la flor se haya activado o no, el volumen de néctar es mayor en horas cercanas al mediodía. Los registros de visitantes fueron escasos, pero Euglossini fueron los más frecuentes. Esto contrasta con la alta proporción de flores abiertas encontradas en el sitio. El polen que cargaba la abeja capturada no era de *C. lutea*. La continua producción de néctar puede estar relacionada al mantenimiento de la fidelidad de los polinizadores hacia estas plantas. También la fluctuación del volumen de néctar puede estar asociada a las horas de mayor actividad de los polinizadores, entre otros factores. Con estas observaciones se obtuvieron datos exploratorios pero no hay evidencia que permita concluir cuáles son los polinizadores efectivos de *C. lutea*.

Palabras clave: polinización, abejas, Euglossini, señales florales.

La especialización de polinizadores ha sido considerada un proceso central en la diversificación de las angiospermas (Barreto & Freitas, 2007). En general la especialización en los sistemas de polinización puede deberse básicamente a dos procesos evolutivos progresivos, uno de ellos es la evolución de características florales que hacen que la planta sea más específica a sus polinizadores más eficientes (Stebbins, 1970). El segundo proceso es la evolución de caracteres florales que impiden que otros visitantes puedan tener acceso el recurso. Estos visitantes indeseables suelen ser los ladrones de néctar y los polinizadores ineficientes (Barreto & Freitas, 2007).

Muchos de los individuos que visitan las flores no la polinizan. Por esto las plantas con mecanismos de polinización más especialista, presentan características fenológicas y morfológicas que funcionan como señales de recompensa. Estas señales son atrayentes de los polinizadores eficientes, por ejemplo la producción de néctar asociado a señales olfatorias y visuales (Willmer, 2011). Por otro lado, otras características de la flor pueden impedir el acceso de los visitantes ineficientes al polen y néctar de la planta (Willmer, 2011). Por eso la fenología, la morfología floral y la producción de néctar son factores que se involucran en el aumento de la eficiencia del sistema de polinización de una planta (Barreto & Freitas, 2007).

Las flores del género *Calathea* G. Mey (Marantaceae) son un ejemplo de plantas que poseen estructuras complejas y un mecanismo de transferencia de polen que se relacionan a un sistema de polinización con alto grado de especialización (Barreto & Freitas, 2007). Los principales polinizadores de *Calathea*, son las abejas de la tribu Euglossini (Apidae), principalmente los géneros *Eulaema* y *Euglossa* (Kennedy, 1978). Estas abejas pueden medir 8-28 mm y poseen una glosa entre 15 a 42 mm de largo, que les permite la exploración de un amplio rango de flores con tubos florales muy angostos y néctar de difícil acceso, como el de *Calathea* (Borrell, 2005).

La transferencia de polen de las flores de *Calathea* se da cuando recibe la visita de un polinizador adecuado. Antes de dicha visita, el polen de las flores se encuentra detrás del estigma, en una depresión del estilo, el cual es sujetado por la tensión de un estaminodio petaloide. Cuando la abeja introduce su probóscide para tomar el néctar e introduce más su cabeza dentro de la flor para obtener más del recurso, causa que el estilo se libere y se dispare hacia ella, realizando la transferencia de polen hacia el polinizador (Schemske & Horvitz, 1984).

El néctar es el mayor atrayente de abejas en las flores tubulares-cerradas de probablemente todas las especies de Marantaceae (Kennedy, 1978). Su cantidad y calidad va a influenciar al tipo de polinizador que visite la planta y esto va a depender de las necesidades energéticas que presente (Kennedy, 1978). Una vez que se ha llevado a cabo la transferencia de polen de la planta al polinizador, la flor de *Calathea* toma una posición que bloquea el acceso al estigma y al polen (Schemske & Horvitz, 1984). Por esto la activación de este mecanismo representa una única oportunidad de recibir y cargar al polinizador con el polen, por lo que la continuidad en la producción de néctar posterior a este evento podría ser un gasto energético adicional para la planta (Aizen & Basilio, 1998).

El objetivo del presente estudio es determinar cómo varía el volumen de néctar que producen las flores de *C. lutea* durante la mañana, comparando flores cuyo mecanismo de transferencia de polen ha sido previamente activado (flores “abiertas”) y flores que aún no han liberado el estilo (flores “cerradas”, que no han sido visitadas por polinizadores). Si el volumen de néctar varía durante la mañana, se esperaría encontrar un aumento en el volumen en las flores que no han sido visitadas por polinizadores, debido a una acumulación de néctar, como recurso de recompensa que aún no ha sido utilizado. Mientras que para las flores que han activado su mecanismo de transferencia de polen, se espera que no haya variación en el volumen de néctar, debido al gasto energético que podría representar seguir produciendo néctar si esta ya fue polinizada.

El segundo objetivo del estudio es determinar, entre los animales que visitan las flores de *Calathea*, cuáles podrían ser polinizadores de la planta, mediante el análisis del comportamiento de los visitantes en la flor y la carga de polen en el cuerpo de los individuos. Además realizar un conteo de la frecuencia de flores posiblemente polinizadas o no (es decir que aún retienen el estilo), con el fin de obtener una medida indirecta del éxito de polinización. Esto debido a que los estudios sobre la biología de polinización de *Calathea* son escasos, a pesar de ser un género con una gran representatividad de especies en el Neotrópico.

Materiales y métodos

Sitio de estudio: El estudio se llevó a cabo los días 13, 14 y 15 de enero de 2015, en las cercanías del sitio conocido como la Lechería, Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, Costa Rica (8°38'N, 83°11'O). Esta es una zona de bosque tropical húmedo que suele presentar una precipitación anual de 3000-5000 mm y una altitud de 5-190 msnm (Maldonado, 2005).

Especie de estudio: Se trabajó con flores de la especie *Calathea lutea*. El género *Calathea* cuenta con aproximadamente 300 especies en el mundo (Barreto & Freitas, 2007), donde la mayoría de las especies con flores tubulares-cerradas se encuentran en Costa Rica y Panamá (Kennedy, 1978). Kennedy (1978) reporta que de las 15 especies descritas es ese entonces, 13 de ellas se encontraban en Costa Rica y 10 en Panamá. Las especies de *Calathea* habitan principalmente en el sotobosque de los bosques tropicales de baja altitud. La floración de *C. lutea* suele ocurrir durante la época seca, aproximadamente entre febrero y marzo en la zona de estudio (Hammel, 1986).

Colecta de datos: Las observaciones se realizaron en 55 flores de 12 plantas. Se anotó si el mecanismo de transferencia de polen había sido activado (“flores abierta”) o no (“flores cerradas”) y se midió el volumen de néctar. Para esto se colocó un tubo capilar dentro de la cámara de producción de néctar, en la base del pistilo, hasta coleccionar la totalidad del néctar (aproximadamente 30 segundos). Luego se midió con una regla la distancia del líquido en el capilar y con este dato se calculó el volumen de néctar

en microlitros. La concentración del néctar no fue medida debido a que los volúmenes obtenidos eran muy bajos y no se contaba con el instrumento adecuado para determinar la concentración. El néctar se obtuvo tratando de no activar el sistema de transferencia de polen de la flor.

Una vez que se efectuó la primera medición del volumen de néctar, cerca de las 6:00 a.m., se cubrieron las inflorescencias con una malla de tela, con agujeros de unos 0.25 mm², para evitar el acceso de polinizadores o ladrones al néctar. Aproximadamente de tres a cinco horas después se realizó una segunda medición del volumen de néctar sobre las mismas flores, para lo cual se repitió el mismo método inicial con el capilar. En ambas mediciones el néctar removido fue descartado.

Para registrar los organismos que frecuentan flores de *C. lutea*, se colocaron cámaras de video en cinco puntos distintos seleccionados al azar. En cada punto se enfocó un grupo de unas cuatro inflorescencias con flores. Previamente a las grabaciones se indicó cuáles de estas flores no habían liberado el estilo, para determinar si durante una visita se activaba el mecanismo de polinización.

Se grabó aproximadamente desde las 6:00 a.m. durante tres horas, con algunas excepciones, pero nunca menores a dos horas de grabación. El comportamiento de los visitantes se analizó en VLC player, a velocidad de 4X, en donde se indicó si se visualizaron los visitantes volando alrededor de las flores o si también estos se percharon en la flor. Se calculó la frecuencia de visitas por hora, según la especie.

Además durante los dos primeros días de muestreo, se realizó un conteo para conocer la frecuencia de flores cuyo estilo se había disparado y comparar con la frecuencia de flores que aún retenían el estilo, para lo cual se seleccionaron plantas al azar, tomando en cuenta que no formaran parte de los análisis anteriores. Esto con el fin de tener una medida indirecta del éxito de polinización, asumiendo que todas las flores que estaban “abiertas”, es decir que liberaron el estilo, fue debido a la visita de un polinizador. Cada día de conteo correspondía a un parche de *C. lutea* a un lado del camino.

Finalmente se colectó polen de tres inflorescencias de *C. lutea* con el fin de compararlo con el polen de las abejas que se capturaron en las flores. De esta forma se podría saber si la abeja es un polinizador efectivo de la planta.

Análisis estadístico: Para comparar el volumen de néctar producido a las 6:00 a.m. con el volumen de producido cerca del mediodía, se realizó una prueba de Wilcoxon para muestras pareadas, la cual utiliza el valor Z para probar la hipótesis de la no diferencia entre el volumen de néctar inicial y el volumen final, tanto para flores que retenían el estilo (“cerradas”) y las que ya lo habían disparado (“abiertas”). Las flores que retenían el estilo y lo dispararon por la manipulación de los investigadores, se analizaron junto con las flores “abiertas”. Los análisis se efectuaron en PAST 3.0 (Hammer *et al.*, 2001). Por último, se realizaron pruebas de chi-cuadrado para comparar la frecuencia de flores abiertas y cerradas en el sitio de muestreo, de los dos días de conteo.

Resultados

El volumen de néctar de las flores de *C. lutea* varió durante la mañana y se produjo un mayor volumen entre las 9 y las 11 a.m., tanto para las flores en condición abierta ($Z=2.20$, g.l.=1, $p=0.03$, $n=52$, Figura 1) como para las flores cerradas ($Z=2.24$, g.l.=1, $p=0.02$, $n=55$, Figura 1). En promedio, las flores produjeron un volumen de néctar de 0.95 ± 1.38 μ L cerca de las 6:00 a.m. y 1.61 ± 1.74 en la segunda medición (cerca de las 11:00 a.m.).

Los visitantes más frecuentes fueron las abejas Euglossini, en donde el 100% de los individuos que se acercaron a las flores se percharon (Figura2). También se observó la visita de abejas Meliponini, pero en menor frecuencia que Euglossini. De esta manera, durante las visitas de Meliponini a las flores, se observó que sólo el 50% de los individuos se percharon (Figura2). Finalmente se registró una única visita de un colibrí y de una mosca *Drosophila* sp., la cual se perchó en la flor (Figura 2). Se observó en una ocasión la activación del sistema de polinización de la planta, debido a la visita de una abeja Euglossini.

Se encontró, en el primer día del censo, que el número de flores cerradas fue mayor al de flores abiertas ($\chi^2=52$, g.l.=1, $p=0,01$, $n=443$). Al analizar los datos del segundo día del censo, la frecuencia de flores abiertas y cerradas fue la misma. Por último, se capturaron tres abejas Euglossini: una hembra *Eufriesea* sp. y dos machos de los géneros *Euglossa* y *Eufriesea*. No se encontró polen de *C. lutea* sobre estas abejas capturadas.

Discusión

Para la mayoría de las plantas con polinización cruzada, el néctar es el principal recurso que se ofrece como recompensa a los polinizadores (Simpson & Neff, 1983). La disponibilidad continua de este recurso podría desalentar a las abejas a la búsqueda de néctar que provenga de otras fuentes. Esto representa una ventaja para la planta al disminuir la competencia interespecífica por los polinizadores (Locatelli *et al.*, 2004), al mismo tiempo que optimiza la transferencia de polen entre conspecíficos (Chittka *et al.*, 1999). El mantenimiento de la fidelidad de polinizadores podría explicar la continuidad en la producción de néctar en flores de *C. lutea* cuyo mecanismo de transferencia de polen fue activado, como se muestra en los resultados del presente estudio.

La competencia intraespecífica también podría ser una explicación a la continua producción de néctar de las flores abiertas. De esta forma aumentan la probabilidad de que las abejas visiten una planta en particular o regresen en otro momento por esa misma ruta de forrajeo. Esta es una posibilidad para las abejas Euglossini debido a que tienen la capacidad de recordar los sitios donde se encuentran los recursos (Janzen, 1971).

La continua producción de néctar quizá se deba al alto costo energético que podría representar para la planta el hecho de invertir sus recursos en un mecanismo fino para la regulación de la producción de néctar (J. Lobo, com. pers.), cuando las flores de *Calathea* sobreviven un solo día. Si no han sido polinizadas al finalizar la tarde, se reporta que algunas especies de *Calathea* tienen la capacidad de autopolinizarse (Schemske & Horvitz, 1984).

El periodo de actividad los polinizadores puede ser un factor selectivo que determina el momento del día en el cual se produce los mayores volúmenes de néctar (Aizen & Basilio, 1998). Kennedy (2000) menciona que usualmente las abejas visitan flores temprano en la mañana, o en el caso de *Eulaema*, justo antes del amanecer. Por otro lado, en un estudio utilizando cebos atrayentes, varios géneros de Euglossini eran atraídos en todo momento pero con más frecuencia durante la mañana, con un pico entre las 8:00 y las 10:00 a.m (Silva & Rebelo, 2002). Esto no coincide con los datos obtenidos para el volumen de néctar porque los mayores niveles se dieron cerca del mediodía. . Tampoco coincide con los registros de visitas, ya que se grabó en las supuestas horas de mayor actividad. Sin embargo hay que tomar en cuenta que en el presente estudio se midió el volumen de néctar total y no se conoce la dinámica de la producción de néctar, por lo que una mayor cantidad de néctar más tarde puede deberse a una acumulación.

Las flores de *Calathea* se han especializado a unas pocas especies de Euglossini, pero estas abejas no se han especializado en flores de tubos largos y estrechos (Borrell, 2005). Esto quiere decir que Euglossini pueden ser polinizadores específicos de *Calathea*, pero esta no es su única fuente de alimento. Janzen (1971) reportó que una hembra Euglossini es capaz de visitar de cinco a diez especies de plantas en su ruta de alimentación, lo que hace que sea posible encontrar abejas en flores de *Calathea* cargando polen de otras especies en sus corbículas o en otras partes del cuerpo (Kennedy, 1978), esto se vio en las abejas capturadas.

Se sabe que las abejas Euglossini en actividad producen altas temperaturas corporales y por esto requieren del consumo de grandes cantidades de néctar, aproximadamente 40 mg al día (Barreto & Freitas, 2007). Se ha reportado que una flor de *C. cylindrica* secreta aproximadamente 5 mg de néctar por día, estos valores son típicos de flores polinizadas por Euglossini (Barreto & Freitas, 2007) y muestran que la abeja debe visitar varias flores para obtener la cantidad de recurso necesaria para un día.

El principal rasgo morfológico que determina el tipo de polinizador de *Calathea* es el largo de la corola de la flor (Kennedy, 2000), esto permite excluir a las abejas Meliponini registradas en los videos como posibles polinizadores de *C. lutea*, porque el tamaño de su lengua es corto (Kennedy, 1978). Además es probable que se requiera de movimientos específicos, para activar el disparo del estilo de la flor, lo que probablemente excluye a muchos insectos de menor tamaño o incapaces de realizar los movimientos correctos (Barreto & Freitas, 2007), como por ejemplo las moscas *Drosophila*.

Se ha reportado que algunas especies de colibríes, como *Phaethornis superciliosis*, pueden robar el néctar de *Calathea* a través de la perforación del cáliz (Kennedy, 1978). Al parecer también algunas *Trigona* (Meliponini) pueden robar néctar de *Calathea*, aunque por el largo de su lengua se pone en duda que logre alcanzarlo (Kennedy, 1978). Sin embargo no podemos concluir esto con los registros de las grabaciones del colibrí y de las Meliponini, porque en ningún momento se observó este tipo de interacción con *C. lutea*.

Puede que la frecuencia de visitas de polinizadores a las flores *C. lutea* haya sido muy escasa debido a que la concentración del azúcar del néctar de dichas flores, que pudo ser bajo y por ende poco atrayente para algunas abejas. Como consecuencia los registros de Euglossini fueron escasos, sin embargo la concentración del néctar no fue medida en el presente estudio. Se reporta que las tasas de producción de néctar son muy variables durante el día, inclusive en una misma flor, por lo tanto se recomienda en estudios posteriores la medición de la composición del néctar, ya que esta influye en la atracción de polinizadores (Ortíz *et al.*, 1996). Además se debería estudiar la abundancia de las abejas en el sitio y relacionarlo a la abundancia de flores *Calathea*.

Con los resultados del presente estudio se concluye que independientemente de la condición de la flor, el volumen de néctar de las flores *C. lutea* se acumula durante el día, y por lo tanto las flores abiertas y cerradas presentan más néctar cerca del mediodía. Esta variación en los niveles de néctar puede deberse a factores ambientales, factores intrínsecos de la planta y también en respuesta al periodo de actividad los polinizadores, aunque la baja tasa de visitas no permitió comprobar esta última hipótesis.

En el presente estudio se obtuvieron datos exploratorios, pero no hay evidencia que permita concluir cuáles organismos están polinizando *C. lutea*, ya que son bastantes las flores que se encontraban abiertas para los registros prácticamente nulos de polinizadores en las grabaciones. Tampoco se encontró que las abejas Euglossini colectadas cargaran polen de *C. lutea*, dejando en duda cuáles son sus polinizadores más efectivos. Sin embargo, es claro que la complejidad de la estructura floral de *C. lutea* es un factor determinante en la especialización del sistema de polinización hacia abejas Euglossini.

Agradecimientos

A Jorge Lobo, Irene Calderón, Noelia Belfort, Bernardo Valenzuela y Daniel Arauz por sus aportes durante el muestreo y ayuda con el análisis de los datos. También agradezco a todos los demás compañeros del curso que participaron en la toma de datos. A Mauricio Fernández por sus correcciones al texto.

Bibliografía

- Aizen, M. & Basilio, A. (1998). Sex differential nectar secretion in protandrous *Alstroemeria aurea* (Alstroemeriaceae): is production altered by pollen removal and receipt? *American Journal of Botany*, 85, 245-252.
- Barreto, A. A. & Freitas, L. (2007). Atributos florais em um sistema de polinização especializado: *Calathea cylindrica* (Roscoe) K. Schum. (Marantaceae) e abelhas Euglossini. *Brazilian Journal of Botany*, 30, 421-431.

- Borrell, B. J. (2005). Long tongues and loose niches: Evolution of Euglossini bees and their nectar flowers. *Biotropica*, 37 (4), 664-669.
- Chittka, L., Thomson, J. D. & Waser, N. M. (1999). Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften*, 86, 361-377.
- Hammel, E. B. (1986). Marantaceae. *Selbyana*, 9, 234-242.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan P. D. (2001). Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9.
- Janzen, D. H. (1971). Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. *Science*, 171, 203-205.
- Kennedy, H. (1978). *Systematics and pollination of the "closed-flowered" species of Calathea (Marantaceae)*. Londres, Inglaterra: University of California Press.
- Kennedy, H. (2000). Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae. En K. Wilson & D. Morrison (Eds.). *Monocots: systematics and evolution* (pp. 335-343). Collingwood: Australia. Csiro Publising.
- Locatelli, E., Machado, I. C. & Medeiros, P. (2004). *Saranthe klotzschiana* (Koer.) Eichl. (Marantaceae) e seu mecanismo explosivo de polinização. *Revista Brasileira de Botânica*, 27, 757-765.
- Maldonado, T. (2005). Características geográficas de la región de Golfito. En J. Lobo & F. Bolaños (Eds.). *Historia natural de Golfito-Costa Rica*. (pp. 19-23). Heredia: Costa Rica. Editorial Inbio.
- Ortíz, P. L., Arista, M. & Talavera, S. (1996). Producción de néctar y frecuencia de polinizadores en *Ceratonia siliqua* L. (Caesalpiniaceae). *Anales Jardín Botánico de Madrid*, 54, 540-546.
- Schemske, D. W. & Horvitz, C. C. (1984). Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science*, 225 (4661), 519-520.
- Silva, F. S. & Rebelo, J. M. M. (2002). Population dynamics of Euglossinae bees (Hymenoptera, Apidae) in an early second-growth forest of Cajual Island, in the state of Maranhao, Brasil. *Brazilian Journal of Biology*, 62, 15-23.
- Simpson B. B. & Neff, J. L. (1983). Evolution and diversity of floral reward. En C. E. Jones & R. J. Little (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology* (pp. 142-159). Nueva York: Estado Unidos. Scientific and Academic Editios, Van Nostrand Reinhold Company.
- Stebbins, G. L. (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 307-326.
- Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton, Estados Unidos: Princeton University Press.

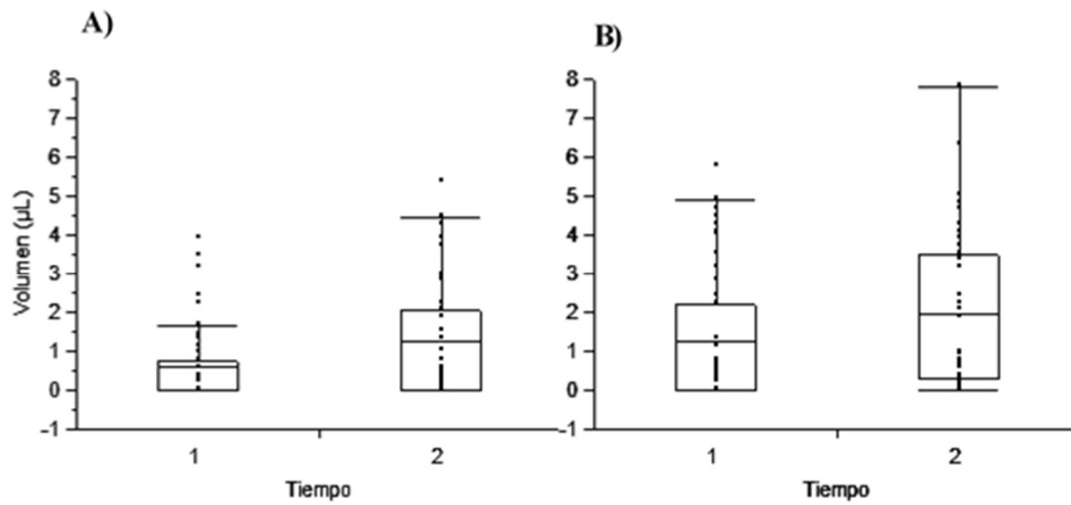


Figura1. Volumen de néctar de las flores de *C. lutea*, medido en un momento inicial (tiempo 1) y aproximadamente 3 horas después (tiempo 2), para flores en condición A) abierta y B) cerrada. La línea en medio de la caja representa la mediana y los lados el 25% y 75% de la distribución de los datos, las barras muestran el límite de distribución de los datos. Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

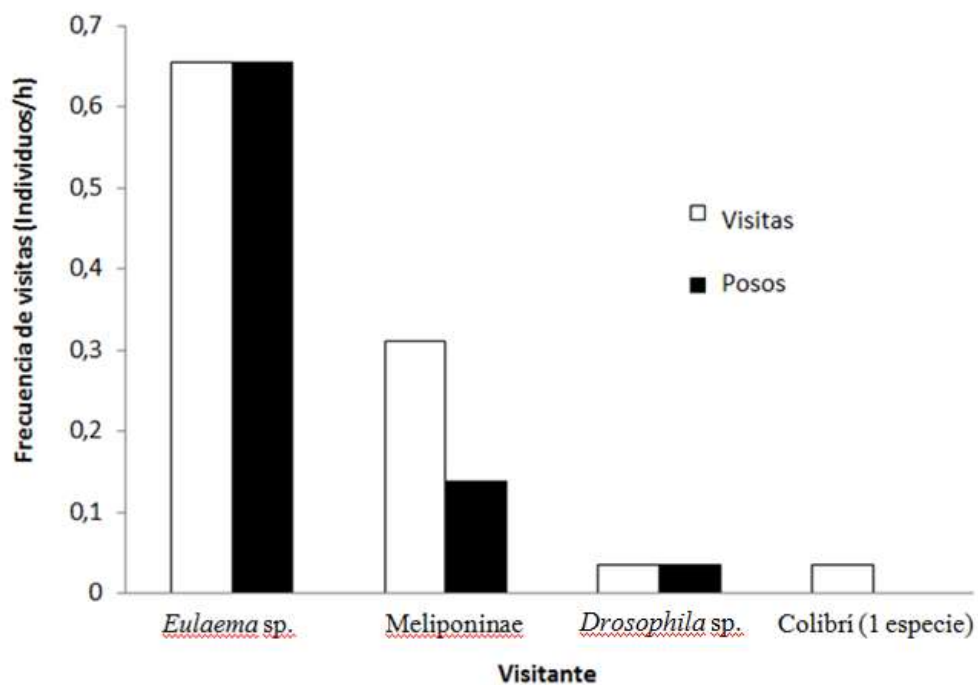


Figura 2. Frecuencia de visitantes y posos en flores de *C. lutea*. Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

Disponibilidad de sitios para anidar y su uso por pájaros carpinteros (*Melanerpes*: Picidae), según el desarrollo urbano en Golfito, Costa Rica: una comparación de diez años

Francesca Protti-Sánchez¹

¹Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica; fprottis@gmail.com

Coordinador: Luis Sandoval

Resumen: El uso de árboles muertos en pie (tocones) es fundamental para la anidación de pájaros carpinteros. La disponibilidad de estos sustratos puede verse afectada por la expansión urbana, por lo que la reproducción de estas aves puede peligrar. Los estudios a largo plazo en los trópicos son muy valiosos para estimar como el desarrollo urbanístico ha afectado diversas comunidades ecológicas. Se presenta una comparación de diez años sobre la disponibilidad y uso de sustratos naturales y artificiales por dos especies de carpinteros en Golfito de acuerdo al grado de desarrollo urbano, así como si en el uso, existe una preferencia sobre la orientación a la cual construyen el nido. Se encontró que en áreas no urbanas, no hubo cambios en la disponibilidad ni utilización de sustratos. En zonas semi urbanas disminuyó la abundancia de postes o tocones disponibles y su utilización para anidar. En áreas urbanas, a pesar de que la cantidad de postes y tocones se mantuvo constante, la utilización disminuyó, probablemente debido a degradación en la calidad del hábitat producto de la contaminación y ruido ambiental. En ambas zonas aumentó la disponibilidad de palmeras y su uso para anidar, probablemente relacionado a la utilización como plantas ornamentales en jardines. Finalmente, la orientación promedio de los nidos es hacia el sureste, punto cardinal que podría darles condiciones microclimáticas favorables dentro del nido gracias a los patrones de vientos y temperatura.

Palabras clave: *Melanerpes chrysauchen*, *Melanerpes rubricapillus*, nidos, tocones

Los pájaros carpinteros excavan cavidades para anidar en árboles muertos en pie (tocones), partes muertas de árboles vivos (Stiles & Skutch, 1989) e incluso se ha reportado que pueden anidar en sustratos artificiales, como lo son los postes de madera para el tendido eléctrico (Peterson *et al.*, 1983; Sandoval, 2009). Los tocones son muy importantes no solo para los carpinteros, sino también para otras aves que anidan en cavidades de árboles construidas por los carpinteros (Gibbs *et al.*, 1993; Sandoval & Barrantes, 2009). En comparación con las zonas templadas, las zonas tropicales poseen una menor densidad de tocones (Gibbs *et al.*, 1993; Sandoval & Barrantes, 2006; Cornelius *et al.*, 2008), ya que por las condiciones climáticas, la tasa de descomposición de las zonas tropicales es más rápida y por lo tanto permanecen menos tiempo en pie (Gibbs *et al.*, 1993).

Se ha encontrado varias especies de carpinteros de zonas templadas que construyen la entrada al nido con una orientación en particular, lo cual puede estar relacionado con las condiciones microclimáticas dentro de la cavidad, reduciendo la exposición a corrientes de viento, lluvia y temperaturas extremas (Rico & Sandoval, 2014). No obstante, se sabe poco sobre la orientación de las cavidades de los pájaros carpinteros de zonas neotropicales y en Costa Rica se ha estudiado solamente para las especies del bosque lluvioso (Rico & Sandoval, 2014).

Los pájaros carpinteros *Melanerpes rubricapillus* (Cabanis, 1862) y *Melanerpes chrysauchen* (Sclater, 1870), habitan el Pacífico Sur de Costa Rica de los 0 a los 1600 msnm, en bordes de bosques, zonas con árboles aislados o de crecimiento secundario (Stiles & Skutch, 1989) y al igual que el resto de carpinteros necesitan de tocones para anidar, por lo que se pueden ver directamente afectados por la deforestación producto de la expansión en el desarrollo urbano y el cambio en el uso de suelo (Sandoval, 2009). Las zonas de Golfito y la Península de Osa han sufrido de una disminución en la cobertura boscosa con el aumento en la población (Rosero-Bixby *et al.*, 2002), además, los bosques se han visto afectados por la falta de leyes que regulen la extracción de madera (Barrantes & Lobo, 2005). Esta presión por la explotación de los recursos naturales, junto con el poco tiempo que están disponibles hace que los tocones

se consideren como un recurso limitado para la reproducción de estas especies de aves en los trópicos (Gibbs *et al.*, 1993; Cornelius *et al.*, 2008).

Las dinámicas de los tocones o las poblaciones de aves que anidan en cavidades en bosques tropicales (Gibbs *et al.*, 1993; Cornelius *et al.*, 2008) son relativamente poco estudiadas, debido a la falta de estudios a largo plazo. Las investigaciones que incluyan varios años de muestreo y utilicen la misma metodología son una herramienta fundamental para detectar cómo la expansión poblacional y las actividades antropogénicas influyen en la pérdida de biodiversidad y alteración de los ecosistemas naturales (Magurran *et al.*, 2010).

En el año 2005, Sandoval (2009) estudió la densidad de sitios para anidar y su uso por las especies de carpinteros *M. rubricapillus* y *M. chrysauchen* en tres áreas contiguas con diferente desarrollo urbano en Golfito, Costa Rica, razón por la cual el presente trabajo tiene como objetivos comparar: (1) si ha habido un cambio en la densidad de sustratos disponibles para anidar, y (2) la utilización de los sustratos a lo largo del tiempo. Además, si (3) existe una preferencia sobre la orientación a la cual construyen la entrada a la cavidad. Se espera que con el tiempo, haya un cambio sobre la disponibilidad y utilización de los sustratos por parte de los carpinteros debido al desarrollo urbano, ya que a mayor grado de desarrollo urbano hay una menor abundancia de sustratos para anidar (Cornelius *et al.*, 2008; Sandoval, 2009). Finalmente, se espera que las dos especies del género *Melanerpes* en el área de estudio posean una preferencia a orientar sus nidos hacia un punto en el cual se propicien condiciones favorables para la reproducción y desarrollo de las crías, como ocurre en otras especies (Rico & Sandoval, 2014).

Materiales y métodos

El estudio se llevó a cabo del 13 al 15 de enero del 2015 en Golfito, Costa Rica, en un área con una elevación de los 5 a 190 m.s.n.m. El área de estudio corresponde a un bosque tropical húmedo con una precipitación anual promedio que oscila entre los 3000 y 5000 mm (Lobo & Bolaños, 2005).

Disponibilidad de sustratos: Con el fin de comparar qué ha sucedido con los sustratos disponibles para anidar y la utilización de estos por parte de los carpinteros en un lapso de diez años, se visitaron las mismas localidades y se siguió la misma metodología de muestreo utilizada en Sandoval (2009). Se visitaron tres zonas con diferente grado de desarrollo urbanístico: área no urbana, área semi urbana y área urbana. Estos sitios difieren entre sí en el área que comprenden, el porcentaje de edificaciones presentes, la cobertura vegetal y el tránsito vehicular (Sandoval, 2009). La zona no urbana comprende el área conocida como La Lechería y la Fila la Gamba; la zona semi urbana comprende la zona Americana desde el hospital hasta el aeropuerto, incluyendo los caseríos al noreste del Depósito libre y la zona urbana comprende el área del Depósito libre y el centro del pueblo de Golfito.

En cada zona se recorrieron todos los caminos para buscar los sustratos que pudieran ser utilizados por *M. rubricapillus* y *M. chrysauchen* para anidar. Se consideraron tres tipos de sustratos con un diámetro ≥ 10 cm (diámetro mínimo en el que puede construir nidos viables; Sandoval & Barrantes, 2006; Sandoval, 2008) y una cobertura entre 0 y 2 según la escala utilizada por Sandoval y Barrantes (2006), lo cual corresponde a una cobertura vegetal de entre 0 y 40% como apropiados para que ambas especies de carpintero establezcan su nido; palmeras muertas (palmeras) y postes de madera para alumbrado eléctrico (postes). A diferencia de Sandoval (2009), los sustratos considerados para este estudio no se categorizaron en naturales y artificiales. En caso de que no hubiera certeza de que el nido fuera de una de estas dos especies de carpintero, basándose en la forma y tamaño de la entrada, no se tomó en cuenta para el conteo de nidos para evitar una sobre estimación, ya que los pericos también construyen cavidades similares a las de los carpinteros (Stiles & Skutch, 1989) y otras cavidades pueden ser de origen natural. En los sustratos en los cuales había cavidades, se tomó la orientación (en grados) de la entrada de cada uno de ellos con una brújula.

Los datos de los nidos se analizaron en conjunto ya que la mayoría de nidos se encontraban desocupados, razón por la cual fue imposible determinar cuál especie construyó el nido. Se realizaron

comparaciones entre el año 2005 (Sandoval 2009) y el 2015 con pruebas de Chi-cuadrado (χ^2) de independencia: se comparó la abundancia de sustratos disponibles para la anidación de ambas especies de carpinteros según el grado de desarrollo urbanístico del área; se comparó la abundancia de sustratos disponibles y de sustratos utilizados por área, con pruebas individuales de acuerdo a la zona.

Orientación del nido: Los datos de orientación de los nidos se analizaron por medio de estadística circular con una prueba de espaciamiento U de Rhao (U) en el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001), para así determinar si la entrada a las cavidades es aleatoria o hay una preferencia hacia un punto cardinal. Se presenta el ángulo promedio en relación al norte magnético de la entrada al nido, junto con intervalos de confianza basados en 5000 bootstraps.

Resultados

Disponibilidad de sustratos: En total se encontraron 269 sustratos con las características básicas para que pudieran ser utilizados por *M. rubricapillus* y *M. chrysauchen* para anidar y se encontraron 343 nidos en 87 sustratos (Cuadro 1). La densidad de sustratos disponibles para anidar fue de 3.80 sustratos/ha en el área no urbana, 2.07 sustratos/ha en el área semi urbana y 1.24 sustratos/ha en el área urbana.

No se encontró diferencia en la abundancia total de sustratos (en general) disponibles para la anidación de carpinteros entre el 2005 y el 2015 ($\chi^2=4.63$, g.l.=2, $p=0.098$; Figura1). Al analizar la disponibilidad de sustratos para anidar según el tipo de sustrato y el área, se encontró que en el área no urbana la abundancia de sustratos entre ambos años fue similar ($\chi^2=2.07$, g.l.=2, $p=0.354$; Figura2A). En el área semi urbana actualmente hay una mayor cantidad de palmeras, pero menor cantidad de tocones y postes ($\chi^2=9.20$, g.l.=2, $p=0.013$; Figura 2B). En el área urbana actualmente se encontró una mayor abundancia de palmeras, mientras que los tocones y postes se mantienen en cantidad similar ($\chi^2=9.85$, g.l.=2, $p=0.007$; Figura 2C). La utilización de sustratos no varió con el tiempo en el área no urbana ($\chi^2=0.58$, g.l.=1, $p=0.44$; Figura 3A). En el área semi urbana ($\chi^2=9.72$, g.l.=2, $p=0.007$) y urbana ($\chi^2=8.74$, g.l.=2, $p=0.01$), aumentó el uso de las palmeras, mientras que disminuyó el uso de postes y tocones (Figura 3B y 3C).

Orientación del nido: la orientación de las entradas de las cavidades no fue azarosa ($U=250$, $p<0.01$); ubicándose la mayoría de las entradas hacia el sureste (orientación promedio=168.03; intervalos de confianza=158.2-178.5; Figura 4).

Discusión

Disponibilidad de sustratos: Los estudios a largo plazo en los trópicos son un recurso muy valioso para estimar como la expansión urbana ha afectado diversas comunidades ecológicas (Magurran *et al.*, 2010). En este estudio, se realizó una comparación de diez años (con respecto a Sandoval, 2009) sobre la disponibilidad y uso de sustratos naturales y artificiales por dos especies de carpinteros en Golfito y se encontró que hubo una disminución en los sustratos en las zonas urbana y semi urbana.

Cuando se analizan en conjunto los sustratos disponibles para anidación de *M. rubricapillus* y *M. chrysauchen* no se encuentra una diferencia en la abundancia de estos entre los diez años de estudio, sin embargo, al analizar tomando en cuenta la identidad del sustrato disponible de acuerdo al grado de desarrollo urbano, sí hay cambios en el tiempo (Sandoval, 2009). En el área no urbana, la disponibilidad de sustratos para anidación de ambas especies se mantuvo similar entre el 2005 y el 2015, así mismo, la utilización de estos sustratos por los carpinteros no varió; lo cual puede deberse a una poca influencia antropogénica sobre estas áreas relacionada con la conservación de los sitios incluidos dentro de esta categoría de desarrollo urbano (Román & Angulo, 2013). No obstante, hubo una disminución en la disponibilidad y uso de palmeras y tocones para anidar. La pérdida de estos sustratos por causas naturales, tales como huracanes, rayos y caídas por mal estado (Franklin *et al.*, 1987), podría explicar esta disminución en disponibilidad y su consecuente reducción en utilización por parte de los carpinteros.

Las zonas semi urbana y urbana tuvieron un aumento en la abundancia de palmeras disponibles, así como también de las utilizadas por los carpinteros para anidar. Este aumento en las palmeras puede deberse al uso ornamental de estas en jardines y zonas verdes (Gutiérrez & Jiménez, 2007; Benítez & Soto, 2010), lo cual provocaría un aprovechamiento por parte de los carpinteros. En el área semi urbana hubo una disminución en la cantidad de postes y tocones disponibles para anidación, también disminuyó su ocupación por los carpinteros. Los tocones suelen representar un peligro para las personas debido al riesgo de que se caigan y ocasionen daños humanos o materiales, razón por la cual en zonas con algún grado de urbanismo suelen ser eliminados, disminuyendo la cantidad de sitios viables para que los carpinteros puedan construir sus nidos (Brewett & Marzluff, 2005). En el caso de la zona urbana, a pesar de que la cantidad de postes y tocones se mantuvo muy similar con el tiempo, la utilización de ambos sustratos para anidar disminuyó con el tiempo. Probablemente la ubicación de estos en zonas con alto tránsito vehicular e influencia humana, provoquen que no sea un hábitat adecuado para la anidación de los carpinteros (Fornazari & Kimberg, 2011), aun cuando pueden encontrar sustratos potencialmente utilizables para anidar. La contaminación podría ser un factor que disminuya la calidad del hábitat e influya en otros factores ambientales que también pueden ser importantes para anidar en ambas especies de carpinteros, tales como la disponibilidad de alimento y el ruido ambiental (Fornazari & Kimberg, 2011).

Orientación del nido: Estudios previos han demostrado que algunas especies de pájaros carpinteros construyen las entradas de sus cavidades en un patrón no aleatorio, tanto en hábitats de zonas templadas, como en el trópico (Rico & Sandoval, 2014). Varias especies de pájaros carpinteros de La Selva, Costa Rica, orientan la entrada a sus nidos hacia el noreste (Rico & Sandoval, 2014). Los autores de este estudio concluyeron que esta orientación se podía explicar por una combinación de factores como la dirección de la salida del sol y la dirección del viento que podían afectar positivamente las condiciones microclimáticas dentro de las cavidades (Rico & Sandoval, 2014). Por otro lado, en este trabajo se encontró que la orientación principal de los nidos de carpinteros en Golfito es hacia el sureste. Esta orientación evitaría que la lluvia entrara en las cavidades debido a que los vientos presentaron una dirección predominantemente norte (datos de Noviembre a Marzo, tomando en cuenta los últimos 10 años; IMN 2015) durante la época reproductiva de ambas especies de carpinteros (Stiles & Skutch, 1989). El evitar la entrada directa de agua a la cavidad podría mejorar las condiciones microclimáticas dentro de los nidos, propiciando un ambiente favorable para el desarrollo de los huevos y pichones y está directamente relacionado con el éxito reproductivo de ambas especies de carpinteros (Rico & Sandoval, 2014). Además reduciría la probabilidad de que ocurran infestaciones de hongos y bacterias asociados a altos niveles de humedad (Godard *et al.*, 2007).

En conclusión, los estudios a largo plazo son de suma importancia para entender como la actividad humana afecta las comunidades ecológicas (Magurran *et al.*, 2010). En este estudio se demostró que sí hubo un cambio en la cantidad de sustratos disponibles para los carpinteros, sobre todo en las zonas con mayor desarrollo urbano, donde disminuyó la cantidad de tocones, posiblemente atribuible a la alta actividad humana. Esta limitante de sustratos para anidar puede a su vez limitar la reproducción de los carpinteros, por lo que es importante tomar en cuenta este tipo de sustratos en la formulación de planes de conservación y de manejo (Aitken *et al.*, 2002). Por otro lado, se conoce muy poco sobre los patrones de orientación de las cavidades de los nidos de carpinteros en los trópicos, por lo que esta investigación contribuye al entendimiento de éstos, apoyando la hipótesis de que una orientación no azarosa relacionada con factores climáticos favorece al éxito reproductivo de los carpinteros.

Agradecimientos

Le agradezco a Luis Sandoval por su guía y apoyo durante la toma de datos, el análisis de resultados y la elaboración del manuscrito. También agradezco a todos los compañeros del grupo por colaborar en la recolecta de datos, especialmente a Juan Ignacio Abarca, Juan Carlos Azofeifa, Diego Solano y José Zelaya quienes además participaron en parte del análisis y discusión de resultados preliminares. Así

también a Jeffrey Sibaja por sus comentarios para mejorar el manuscrito. Finalmente, agradezco al Instituto Meteorológico Nacional (IMN) por facilitar los datos climáticos de Golfito.

Bibliografía

- Barrantes, G. & Lobo, J. (2005). Protección de áreas silvestres en el bosque lluvioso del Pacífico húmedo de Costa Rica. En J. Lobo & F. Bolaños (Eds.). *Historia Natural de Golfito, Costa Rica* (pp. 241-252). Inbio, Heredia, Costa Rica.
- Benítez, B. & Soto, F. (2010). El cultivo de la palma Areca (*Dypsis lutescens*, H. Wendel). *Cultivos tropicales*, 31(1), 62-69.
- Blewett, C.M. & Marzluff, J.M. (2005). Effects of urban sprawl on snags and the abundance and productivity of cavity-nesting birds. *The Condor*, 107(3), 678-693.
- Cornelius, C., Cockle, K., Politi, N., Berkunsky, I., Sandoval, L., Ojeda, V., Rivera, L., Hunter, M., & Martin, K. (2008). Cavity-nesting birds in neotropical forests: cavities as a potentially limiting resource. *Ornitología Neotropical*, 19(8), 253-268.
- Fornazari, L. & Kimberg, P. (2011). Avifauna specialist study. In *Impact Assessment report for the Gas To Liquids project of OLTIN YO'L GTL, near Karshi, The Republic of Uzbekistan*. (Appendix K, pp: 1-130). Uzbekistan GTL LLC and Golder Associates for the Asian Development Bank, Uzbekistan.
- Franklin, J.F., Shugart, H.H. & Harmon, M.E. (1987). Tree death as an ecological process. *BioScience*, 550-556.
- Gibbs, J.P., Hunter Jr, M.L. & Melvin, S.M. (1993). Snag availability and communities of cavity nesting birds in tropical versus temperate forests. *Biotropica*, 25(2), 236-241.
- Godard, R. D., Morgan Wilson, C., Frick, J. W., Siegel, P. B., & Bowers, B. B. (2007). The effects of exposure and microbes on hatchability of eggs in open-cup and cavity nests. *Journal of Avian Biology*, 38(6), 709-716.
- Gutiérrez, M.V. & Jiménez, K. (2013). Crecimiento de nueve especies de palmas ornamentales cultivadas bajo un gradiente de sombra. *Agronomía costarricense*, 31(1), 9-19.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Lobo, J., & Bolaños, F. (2005). *Historia Natural de Golfito, Costa Rica*. Inbio, Heredia, Costa Rica de Golfito
- Magurran, A.E., Baillie, S.R., Buckland, S.T., Dick, J.M., Elston, D.A., Scott, E.M., ... & Watt, A.D. (2010). Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(10), 574-582.
- Peterson, A.W. & Grubb Jr, T.C. (1983). Artificial trees as a cavity substrate for woodpeckers. *The Journal of Wildlife Management*, 47(3), 790-798.
- Rico, D. & Sandoval, L. (2014). Non-random orientation in woodpecker cavity entrances in a tropical rain forest. *Ornitología Neotropical*, 25, 237-243.
- Román, M. & Angulo, J. (2013). *Panorama socioeconómico de los cantones de Osa y Golfito: tendencias y desafíos para el desarrollo sostenible*. San José, Costa Rica: INOGO, Stanford Woods Institute for the Environment, Febrero, 2013.

- Rosero-Bixby, L., Maldonado-Ulloa, T. & Bonilla-Carrión, R. (2002). Bosque y población en la Península de Osa, Costa Rica. *Revista de biología tropical*, 50(2), 585-598.
- Sandoval, L. & Barrantes, G. (2006). Selección de árboles muertos por el Carpintero de Hoffmann (*Melanerpes hoffmannii*) para la construcción de nidos. *Ornitología Neotropical*, 17, 295-300.
- Sandoval, L. (2009). Densidad de sitios para anidar y su uso por dos especies de pájaro carpintero (*Melanerpes rubricapillus* y *M. chrysauchen*) (Piciformes: Picidae) en un gradiente urbano de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 57 (Suplemento1), 351-355.
- Stiles, F.G. & Skutch, A.F. (1989). *A guide to the birds of Costa Rica*. Comstock, Ithaca, NY.

CUADRO 1

Área muestreada, abundancia de sustratos potencialmente utilizables por carpinteros *M. rubricapillus* y *M. chrysauchen* y abundancia de nidos en zonas con diferente desarrollo urbanístico en Golfito, Costa Rica. Valores entre paréntesis son los sustratos que presentaron nidos.

Área	ha	Tocones	Palmeras	Postes	Nidos
No urbana	25	35 (3)	0	1	6
Semi urbana	65.7	14 (2)	38 (18)	84 (40)	243
Urbana	25.5	6 (3)	13 (7)	78 (14)	94

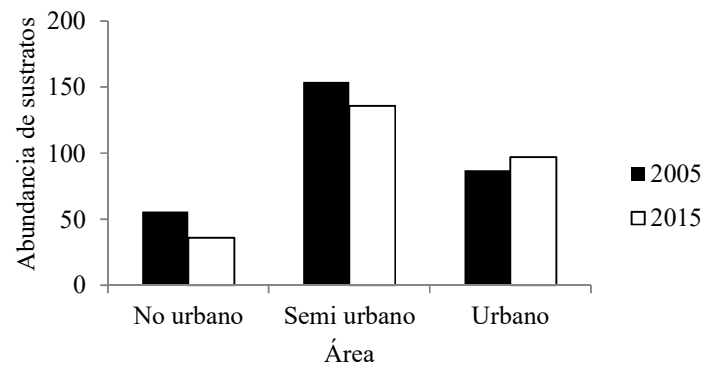


Figura 1. Abundancia de sustratos disponibles para anidación de *M. rubricapillus* y *M. chrysauchen* según el área para los años 2005 y 2015 en Golfito, Costa Rica.

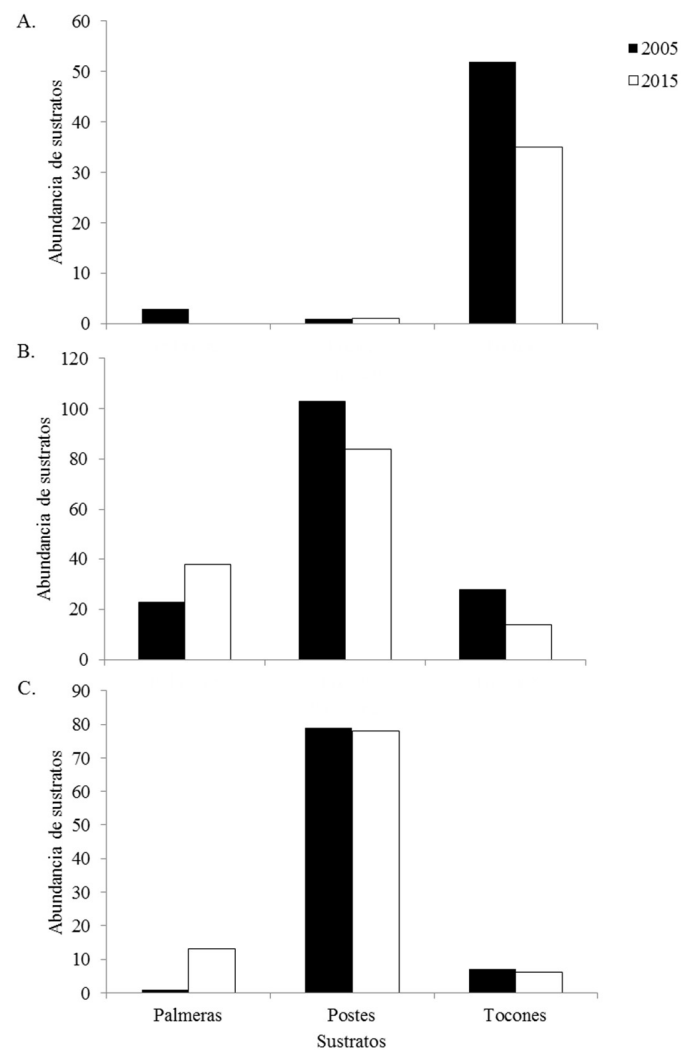


Figura 2. Abundancia de sustratos disponibles para anidación de *M. rubricapillus* y *M. chrysauchen* en (A) zona no urbana, (B) zona semi urbana y (C) zona urbana, para los años 2005 y 2015 en Golfito, Costa Rica.

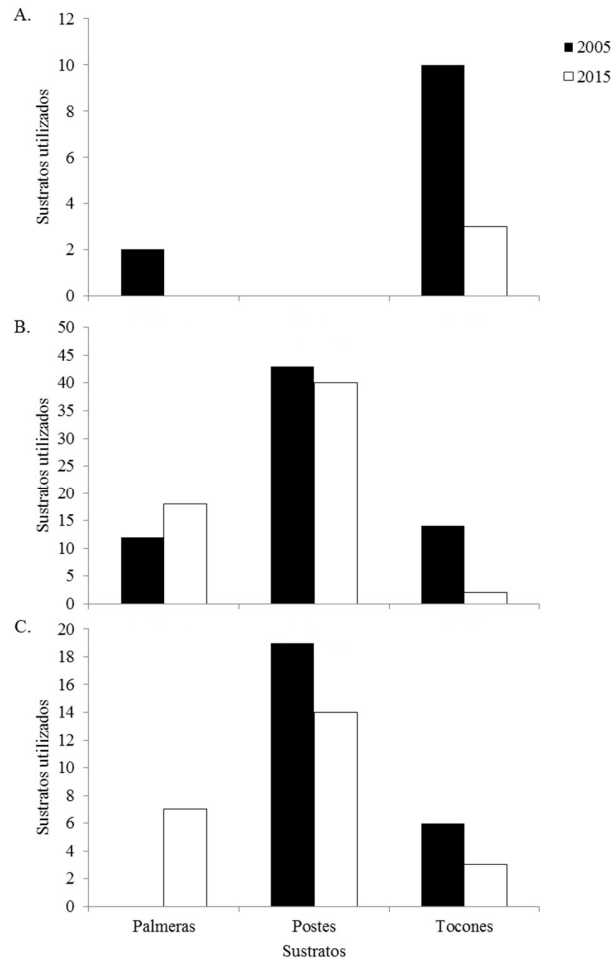


Figura 3. Abundancia de sustratos utilizados por *M. rubricapillus* y *M. chrysauchen* para anidar en (A) zona no urbana, (B) zona semi urbana y (C) zona urbana, para los años 2005 y 2015, en Golfito, Costa Rica.

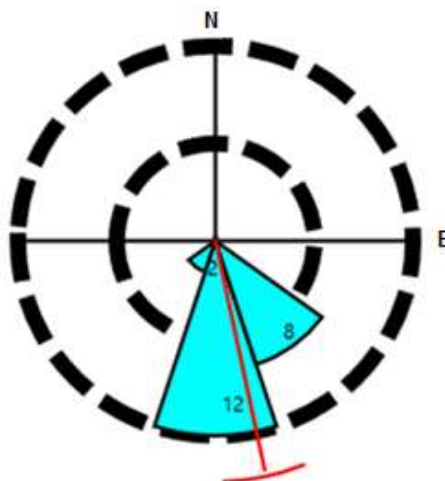


Figura 4. Orientación promedio (línea roja vertical) hacia el sureste de los nidos de *Melanerpes rubricapillus* y *M. chrysauchen* en Golfito, Costa Rica. Triángulos turquesa indican la distribución de los datos, línea roja curva indica intervalos de confianza, N indica el norte y E el este.

Efecto del ruido antropogénico sobre la bioacústica de las aves en un borde de bosque lluvioso en el pacífico sur de Costa Rica

Daniel Arauz¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, darauz18@gmail.com

Coordinador: J. Edgardo Arévalo

Resumen: Las actividades antropogénicas afectan de diferentes maneras los ecosistemas naturales. Uno de los efectos más serios sobre la vida silvestre es el del ruido generado a partir de estas actividades. Las aves utilizan señales acústicas para diferentes funciones, entre ellas la atracción de parejas, la defensa de sus territorios y como alarma ante depredadores. Se estudió el efecto inmediato del ruido antropogénico sobre la actividad acústica de una comunidad de aves, utilizando como fuente de ruido, el sonido del motor de una camioneta. Se realizaron dos tratamientos (ruido/sin ruido) en dos sitios separados por 300 m, de 6:00 a.m. a 7:00 a.m. durante tres días consecutivos. Se encontró una disminución en la actividad acústica de la comunidad en general al aplicar el tratamiento de ruido. Los resultados sugieren que existe un efecto inmediato del ruido sobre la comunidad en general, posiblemente el estrés causado por el ruido hace que las aves eviten el sitio y por consiguiente disminuya la actividad. Al analizar únicamente la actividad de *Myrmeciza exsul* esta no se vio influenciada por los tratamientos; así, esta especie no aumentó su tiempo de actividad acústica como reacción al enmascaramiento.

Palabras clave: tráfico, *Myrmeciza exsul*, enmascaramiento, actividad, carreteras.

El ruido generado por actividades antropogénicas como el desarrollo urbano, transporte e industrias, ha aumentado considerablemente en el último siglo produciendo cambios sustanciales en el paisaje acústico en ambientes tanto terrestres como acuáticos (Read et al. 2013). Muchos animales, desde insectos hasta mamíferos utilizan señales acústicas para comunicarse. En el caso de las aves, estas utilizan llamadas y cantos para atraer a sus parejas, defender sus territorios o como alarma en la presencia de un depredador, entre otras cosas (Parris & Schneider 2009).

Se podría decir que el efecto más importante del ruido antropogénico sobre la vida silvestre se da a través del enmascaramiento (Read et al. 2013); que es una interferencia acústica que sucede cuando el ruido de fondo reduce la distancia a la cual una señal puede ser escuchada y por lo tanto a la cual un mensaje puede ser recibido (Marten & Marler 1977). Como respuesta a esto se han documentado cambios en el comportamiento de las aves para aprovechar ámbitos de frecuencia u horas del día donde haya menos ruido (Díaz et al. 2011). Estrategias que han sido bien documentadas en distintos grupos de aves para reducir el enmascaramiento producido por el ruido antropogénico de baja frecuencia, son el modificar la frecuencia del canto a frecuencias más altas (Skiba 2000; Slabbekoorn & den Boer-Visser 2006; Bermudez-Cuamatzin et al. 2009;), aumentar la amplitud del canto (Brumm 2004) o cambiar las horas de actividad acústica (Fuller et al. 2007).

Además, otra estrategia que podría ser utilizada para reducir la interferencia acústica es aumentar el tiempo de actividad acústica o repetición del canto (Brumm & Slater 2006). La efectividad de esta estrategia depende de la relación que exista entre el costo y los beneficios obtenidos a partir de dicha modificación (Parris & Schneider 2009; Díaz et al. 2011). Díaz *et al.* (2011) mencionan que los cantos de frecuencias bajas son completamente enmascarados por el ruido antropogénico independientemente del tiempo de actividad acústica, por lo que es más favorable para el ave cambiar la hora dedicada a dicha actividad, mientras que para los cantos de frecuencias altas, que se ven menos afectados por el enmascaramiento, aumentar el tiempo de actividad de acústica no parecería una estrategia tan ineficiente. En cuanto a los costos para el individuo, incrementar el tiempo de actividad de acústica podría estar sujeto a restricciones neuromusculares (Brumm & Slater 2006), costos metabólicos de la producción del canto

(Ward & Slater 2005) o por la necesidad del ave de invertir su tiempo alimentándose o protegiendo su territorio (Campos et al. 2009).

Tomando esto en cuenta, el objetivo de esta investigación fue determinar cuáles son los efectos del enmascaramiento producido por ruido antropogénico sobre el tiempo de bioacústica de una comunidad de aves. Esperando que el tiempo de bioacústica general disminuya al verse enmascarado por el ruido antropogénico. Además se analizó el tiempo de bioacústica de *Myrmeciza exsul* (Sclater 1859), un ave de la familia *Thamnophilidae* con un canto que ronda entre los 2-4 KHz (Willis & Oniki, 1972), es muy activa vocalmente y es sumamente común en la zona de estudio. Esto para determinar si esta especie aumenta su tiempo de actividad acústica como respuesta al enmascaramiento.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó del 9 al 11 de Enero de 2015, en las cercanías del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. En Golfito, la temperatura promedio anual llega a 26° Celsius, con una mínima promedio de 21° C y una máxima de entre 29° y 32°. La zona presenta alta humedad, y la precipitación anual oscila entre 4500 mm en la parte exterior de la bahía y 5000-5500 mm en la parte exterior (Lobo & Bolaños 2005)

Se colocaron dos grabadoras Song Meter 2 en dos puntos separados por 300m a lo largo del límite del refugio, esta zona presenta un bosque lluvioso alterado, cercano al aeropuerto de Golfito, se buscó que ambos puntos presentaran características similares y presentaran niveles de ruido similares. Se programó cada grabadora para grabar un minuto de audio en intervalos de cinco minutos de 5:00 a.m. a 7:00 a.m. De 6:00 a.m. a 7:00 a.m. se aplicaron dos tratamientos, un tratamiento control, donde no se modificó la acústica del sitio y un tratamiento de ruido, donde se reprodujo el ruido del motor de una camioneta a 2000 r.p.m. por un minuto cada cinco minutos. El sitio donde se aplicó el tratamiento de “ruido” se intercambió cada día de muestreo.

Posteriormente se analizaron todas las grabaciones con el programa Raven Pro 1.4 donde se calculó el tiempo de bioacústica (actividad acústica en segundos) para cada una de las especies que se escucharan en las grabaciones. Se calculó el índice de Jaccard para conocer la similitud de las listas de aves registradas. Se calculó el promedio de bioacústica tanto para todas las especies como para *M.exsul* y se compararon estadísticamente ambos tratamientos (ruido, no ruido) utilizando una prueba de t-student. En caso de no cumplirse los supuestos, se transformarían los datos y se utilizará la raíz cuadrada de los mismos para realizar los análisis. Además, se realizó un análisis de modelos aditivos generalizados (GAM), utilizando el software libre R, para determinar y describir como responde ante la hora de la mañana, la bioacústica detectada en las grabaciones en ambos tratamientos.

Resultados

En total se analizaron 870.43 segundos de actividad acústica de 18 especies de aves (Cuadro 1), de los cuales 303.56 pertenecieron a cantos de *M. exsul*. Las especies *Leptotila cassini* (Lawrence, 1867), *Xyphorhynchus susurrans* (Jardine, 1847), *Brotogeris jugularis* (Müller, 1776) y *Onychorhynchus coronatus* (Statius Muller, 1776) se detectaron únicamente cuando no se aplicó el ruido, mientras que *Arremonops conirostris* (Bonaparte, 1850) y *Melanerpes rubricapillus* (Cabanis, 1862), solo fueron detectadas cuando se aplicó el tratamiento. Se determinó que ambos tratamientos tienen una similitud en el listado de especies del 64.7% de acuerdo al índice de Jaccard.

Al comparar los tratamientos, se observó una mayor cantidad de bioacústica promedio en el tratamiento sin ruido ($t=-2.76$, g.l.=1, $p=0.006$, Figura 1). Por otro lado, al analizar únicamente la bioacústica de *M.exsul* no se notó que el ruido influyera en su actividad de canto ($t=0.72$, g.l.=1, $p=0.670$, Figura 2). Al correr los modelos aditivos generalizados, se observa que existe un efecto del tiempo tanto durante la aplicación del tratamiento de ruido ($F=19.19$, g.l.=1.98, $p<0.005$, Figura 3A) como al no aplicar el tratamiento ($F=13.4$, g.l.=1, $p<0.005$, Figura 3B). Sin embargo, se obtiene que durante la aplicación del

tratamiento de ruido, la hora de la mañana explica 53.4% de la variación de la bioacústica, mientras que al no aplicar el tratamiento este dato disminuye a 26.6%.

Discusión

Bayne *et al.* (2008) mostraron que la densidad de aves paseriformes en un ambiente sin ruido es 1.5 veces mayor que en sitios afectados por el ruido crónico generado por la actividad antropogénica. Similar con los resultados obtenidos en la presente investigación, donde, la cantidad de actividad acústica de la comunidad de aves en general disminuyó al aplicar el tratamiento de ruido. Lo que coincide en parte con lo encontrado por Arévalo & Newhard (2011) en el Parque Nacional Carara, donde la abundancia y la riqueza de la avifauna se ve afectada negativamente por el ruido de las carreteras. Concluyendo que el ruido *per se*, más que cualquier otro producto de las carreteras, puede influir directamente en que las aves eviten estos sitios, teniendo una repercusión inmediata sobre la abundancia local. De igual manera, al observar los datos del presente estudio se notó una disminución en la cantidad de bioacústica después de aplicar el tratamiento de ruido, en contraste a cuando este no fue aplicado, corroborando dicho efecto.

Campo *et al.* (2005) reporta que el sonidos pregrabados de motores y otros sonidos industriales aumentan el estrés en gallinas ponedoras y este estrés está relacionado directamente con la amplitud del ruido. Lo cual podría explicar el por qué las aves evitan el sitio donde se aplica el tratamiento de ruido. Se podría inferir que especies como *L. cassini* y *X. susurrans*, las cuales emiten cantos a bajas frecuencias (Stiles & Skutch 1989), no fueron detectadas al aplicar el tratamiento de ruido debido al estrés generado por el mismo, sin embargo el hecho de que algunas especies de frecuencias bajas como *Momotus momota* (Linnaeus, 1758) se encuentren en ambos tratamientos, nos sugiere que la presencia de estas especies podría deberse a otras condiciones. Hay que tomar en cuenta que no todas las especies se ven afectadas de la misma manera, se ha mostrado que especies de aves rapaces Accipitriformes y Falconiformes aumentan su abundancia en la cercanía de las carreteras (Benitez-López *et al.* 2010), sin embargo, estas especies no se registraron en las grabaciones.

Un factor muy importante a tomar en cuenta es la frecuencia de los sonidos. Las aves que habitan en los bosques por lo general cantan en frecuencias bajas ya que estas pueden viajar mayores distancias y sufren menos atenuación por parte de la vegetación (Halfwerk *et al.* 2011). Por otro lado, según Skiba (2000) la frecuencia del ruido del tráfico se encuentra en su mayoría entre los 0-2 KHz con una serie de picos menos comunes entre los 1.5 y 4 KHz. Esto concuerda parcialmente con lo encontrado en esta investigación; ya que la cantidad de bioacústica promedio disminuyó significativamente al tomar en cuenta todas las especies al aplicar el ruido. Reijnen & Foppen (2006) encontraron una relación significativa entre la frecuencia del canto de las aves y el efecto que tiene el ruido del tráfico sobre la densidad de las mismas. Las especies con cantos de frecuencias bajas entre los 0 y 4 KHz parecen ser especialmente vulnerables. Al analizar únicamente la bioacústica de *M. exsul*, la cual tiene un canto con una frecuencia de 2 a 4 KHz está parece no ser afectada por el ruido del motor. Esto porque el canto de *M. exsul* se encuentra justo sobre la frecuencia dominante del ruido generado por el tráfico.

Lo anterior no quiere decir que esta especie no se ve afectada del todo. El enmascaramiento de una señal acústica también depende de la amplitud de la señal emitida en relación con la amplitud ambiental donde se encuentre el receptor de dicha señal (Brumm&Slabbekoorn, 2005). Contrario a lo encontrado por Diaz *et al.* (2011), donde individuos de la especie *Serinus serinus* (Linnaeus 1766) en España, respondieron al ruido antropogénico aumentando el tiempo de actividad acústica en zonas con mayor ruido, parece que esta estrategia no es utilizada por *M. exsul*.

Otra estrategia, el efecto Lombard, el cual consiste en aumentar la amplitud (volumen) de las vocalizaciones en respuesta a un aumento en ruido el ambiente (Katti&Warren, 2004) podría estar siendo utilizada por *M. exsul* en respuesta al aumento repentino en la amplitud del ambiente en estudio. Se ha reportado que especies como *Luscinia megarhynchos* (Brehm, 1831) y *Parus major* (Linnaeus, 1758) estudiadas por Brumm (2004) y Katti & Warren (2004), respectivamente, producen cantos a una mayor

amplitud cuando se enfrentan al enmascaramiento del ruido el tráfico. Modificar las características del canto puede ser costoso y dicha modificación depende de la relación entre el costo de la inversión y el beneficio obtenido por la misma (Díaz *et al.* 2011). Como se mencionó anteriormente, el tiempo de actividad de acústica podría sufrir restricciones neuromusculares (Brumm & Slater, 2006), costos metabólicos de la producción del canto (Ward & Slater, 2005) o por la necesidad del ave de invertir su tiempo alimentándose o protegiendo su territorio (Campos *et al.*, 2009). Al aplicar el tratamiento de ruido durante únicamente una hora por tres días en una zona regularmente tranquila, sin mucho ruido, parece no generar el estrés necesario, por lo que mientras dura el disturbio, algunas prefieren alejarse o mantenerse pero realizando otras actividades. Esto se puede indicar porque cuando se aplicó el ruido, la hora de la mañana explicó mejor los datos de bioacústica, pues menos aves se mantuvieron o estuvieron llegando al sitio, mientras que sin ruido, pese a decaer la actividad, hubo mayor valor y oscilación de la bioacústica a lo largo del experimento.

Agradecimientos

Se le agradece a J. Edgardo Arévalo por presentar el proyecto. A todos los estudiantes que colaboraron con la toma de datos. A Jeffrey, Fede y Mau que como coordinadores del curso de Biología de Campo nos brindaron toda la ayuda y herramientas necesarias para llevar a cabo esta investigación.

Bibliografía

- Arévalo, J. E. & Newhard, K. (2011). Traffic noise affects forest bird species in a protected tropical forest. *Revista de Biología Tropical*, 59, 969-980.
- Bayne, E. M., Habib, L. & Boutin, S. (2008). Impacts of chronic anthropogenic noise from energy-sector activity on abundance of songbirds in the boreal forest. *Conservation Biology*, 22, 1186-1193.
- Benítez-López, A., Alkemade, R. & Verweij, P. A. (2010). The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: a meta-analysis. *Biological Conservation*, 143, 1307-1316.
- Bermúdez-Cuamatzin, E., Ríos-Chelén, A. A., Gil, D. & Garcia, C. M. (2009). Strategies of song adaptation to urban noise in the house finch: syllable pitch plasticity or differential syllable use? *Behaviour*, 146, 1269-1286.
- Brumm, H. (2004). The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology*, 73, 434-440.
- Brumm, H. & Slabbekoorn, H. (2005). Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior*, 35, 151-209.
- Brumm, H. & Slater, P. J. (2006). Ambient noise, motor fatigue, and serial redundancy in chaffinch song. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 475-481.
- Campo, J. L., Gil, M. G. & Davila, S. G. (2005). Effects of specific noise and music stimuli on stress and fear levels of laying hens of several breeds. *Applied Animal Behaviour Science* 91, 75-84.
- Campos D.P., Bander, L.A., Raksi, A. & Blumstein, D.T. (2009). Perch exposure and predation risk: a comparative study in passerines. *Acta Ethologica*, 12, 93-98.
- Coffin, A. W. (2007). From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads. *Journal of transport Geography*, 15, 396-406.
- Díaz, M., Parra, A. & Gallardo, C. (2011). Serins respond to anthropogenic noise by increasing vocal activity. *Behavioral Ecology*, 2011, 1-5.

- Fuller, R. J., Smith, K. W., Grice, P. V., Currie, F. A., & Quine, C. P. (2007). Habitat change and woodland birds in Britain: implications for management and future research. *Ibis*, 149, 261-268.
- Halfwerk, W., Holleman, L.J.M., Lessells, C.M. & Slabbekoorn, H. (2011) Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *Journal of Applied Ecology*, 48, 210-219.
- Katti, M. & Warren, P. S. (2004). Tits, noise and urban bioacoustics. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 109-110.
- Lobo, J. & F. Bolaños. (2005). *Historia natural de Golfito, Costa Rica* (1° ed). Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de la Biodiversidad.
- Marten, K. & Marler, P. (1977). Sound transmission and its significance for animal vocalization I. Temperate Habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2, 271-290.
- Parris, K.M. & Schneider, A. (2009). Impacts of Traffic Noise and Traffic Volume on Birds of Roadside Habitats. *Ecology and Society* 14, 29-52.
- Read, J., Jones, G. & Radford, A.N. (2013). Fitness costs as well as benefits re important when considering responses to anthropogenic noise. *Behavioral Ecology*, 2013, 1-4.
- Reijnen, R., Foppen, R., Braak, C. T. & Thissen, J. (1995). The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. III. Reduction of density in relation to the proximity of main roads. *Journal of Applied ecology*, 187-202.
- Reijnen, R., & Foppen, R. (2006). Impact of road traffic on breeding bird populations. En J. Davenport (Ed.). *The ecology of transportation: managing mobility for the environment* (pp. 255-274). Holanda: Springer.
- Skiba, R. (2000). Possible “rain call” selection in the Chaffinch (*Fringillacoerebs*) by noise intensity-an investigation of a hypothesis. *Journal of Ornithology* 141, 160-167.
- Slabbekoorn, H. & den Boer-Visser, A. (2006). Cities change the songs of birds. *Current biology*, 16, 2326-2331.
- Stiles, F. G. & A. Skutch. (1989). *A guide to the birds of Costa Rica* (1° ed.), New York, Estados Unidos: Cornell University.
- Ward, S. & Slater, P. J. (2005). Raised thermoregulatory costs at exposed song posts increase the energetic cost of singing for willow warblers *Phylloscopustrochilus*. *Journal of Avian Biology*, 36, 280-286.
- Willis, E. O. & Oniki, Y. (1972). Ecology and nesting behavior of the Chestnut-backed Antbird (*Myrmecizaexsul*). *Condor*, 87-98.

CUADRO 1

Especies de aves identificadas en las grabaciones en ambos sitios en las cercanías del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Enero 2015.

Especie	Familia	Tratamiento	
		Ruido	No Ruido
<i>Dendrocincla anabatita</i>	Anatidae	X	X
<i>Leptotila cassini</i>	Columbidae		X
<i>Arremonops conirostris</i>	Emberizidae	X	
<i>Xyphorhynchus susurrans</i>	Furnaridae		X
<i>Momotus momota</i>	Momotidae	X	X
<i>Melanerpes rubricapillus</i>	Picidae	X	
<i>Amazona autumnalis</i>	Psittacidae	X	X
<i>Brotogeris jugularis</i>	Psittacidae		X
<i>Myrmeciza exsul</i>	Thamnophilidae	X	X
<i>Thamnophilus bridgesi</i>	Thamnophilidae	X	X
<i>Thriophylus semibadius</i>	Troglodytidae	X	X
<i>Turdus grayi</i>	Turdidae	X	X
<i>Attila spadiceus</i>	Tyrannidae	X	X
<i>Mionectes oleagineus</i>	Tyrannidae	X	X
<i>Myiozetetes similis</i>	Tyrannidae	X	X
<i>Onychorhynchus coronatus</i>	Tyrannidae		X
<i>Hylophilus decurtatus</i>	Vireonidae	X	X
Total		13	15

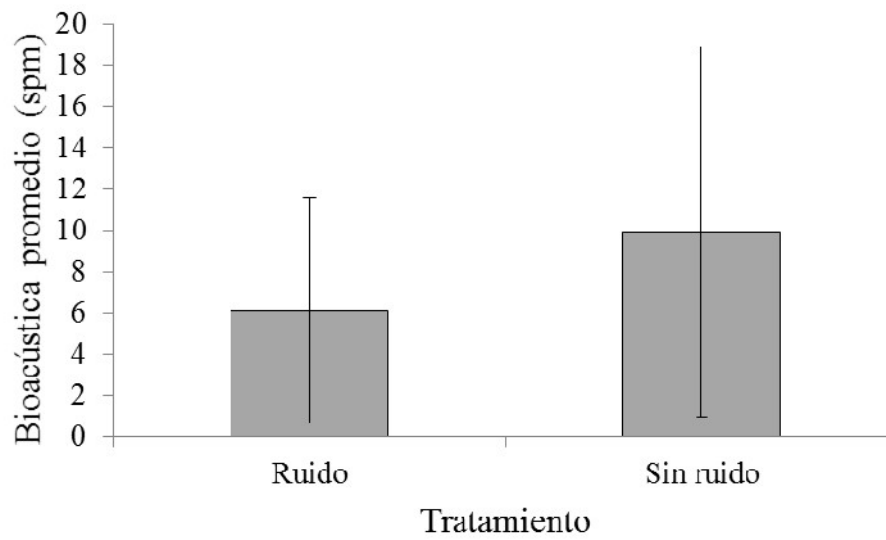


Figura 1. Bioacústica promedio (\pm desviación estándar) para todas las especies en segundos de actividad acústica por minuto para cada uno de los tratamientos aplicados en las cercanías del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Enero 2015.

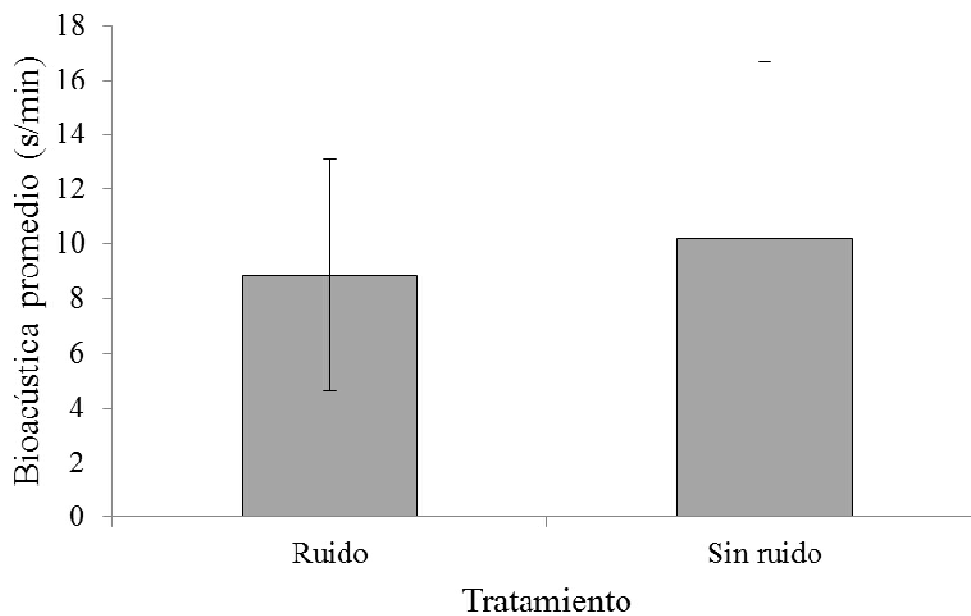


Figura 2. Bioacústica promedio (\pm desviación estándar) para *M. exsul* en segundos de actividad acústica por minuto para cada uno de los tratamientos aplicados en las cercanías del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Enero 2015.

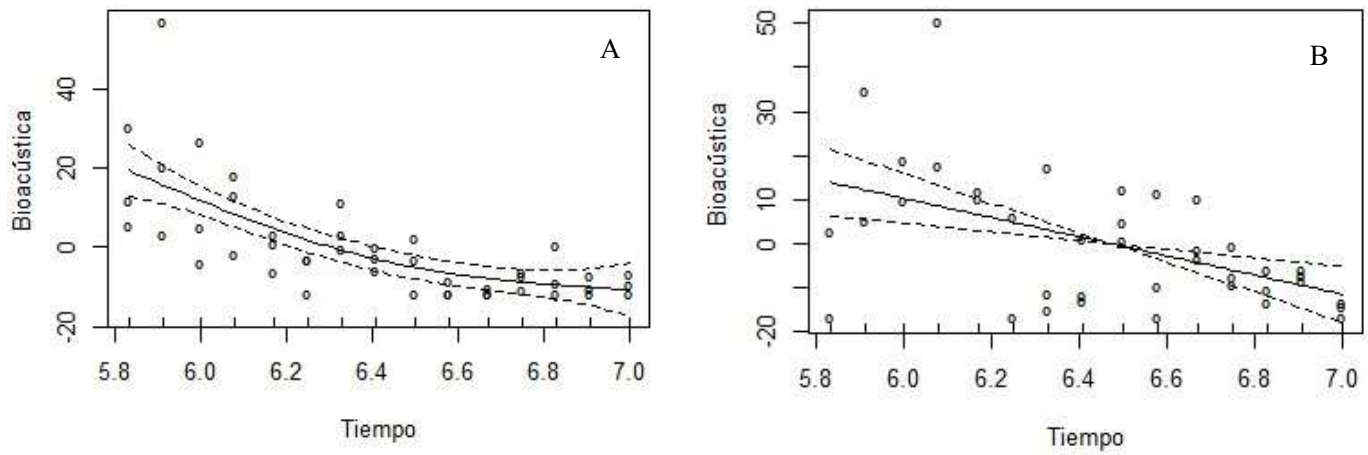


Figura 4. Modelo aditivo generalizado al aplicar el tratamiento de ruido (A) y al no aplicar ningún tratamiento (B), según la hora de la mañana (5:45 - 7:00 a.m.). Se muestran los intervalos de credibilidad (línea punteada) y los puntos representan los segundos de bioacústica (datos centrados: \bar{x} -promedio) presentes en las grabaciones en ambos sitios en las cercanías del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Enero 2015.

Dinámica forestal en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, Costa Rica*

Luis Girón¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; luis.egiga@gmail.com

Coordinador: Eduardo Chacón

Resumen: Se estudió la dinámica forestal en 136 cuadrículas (0.34 Ha) de la parcela forestal La Gamba en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito. Se incluyeron todos los individuos arbóreos y palmeras ≥ 5 cm de DAP. El trabajo involucró dos censos de los árboles en la misma parcela, con un período entre censos de ocho años, entre 2007 y 2015. Se documentó también la mortalidad de individuos y el reclutamiento o ingreso de individuos jóvenes. Se midieron 302 árboles y palmas de 96 especies. Las especies más abundantes fueron: *Welfia regia* y *Vochysia allenii*. La tasa anual de mortalidad fue 1.36 % y la tasa anual de reclutamiento 1.36 %. La vida media y el tiempo de duplicación para este bosque se calcula en 81 años. Las tasas de mortalidad y reclutamiento de La Gamba, se encuentran en balance en términos de la abundancia de individuos, y es posible que el ecosistema se encuentra en equilibrio dinámico. Aparentemente en condiciones sin perturbación antropogénica el ecosistema por sí mismo puede recuperarse de los disturbios naturales. El monitoreo constante de esta parcela seguiría aportando datos valiosos para el entendimiento de su dinámica.

Palabras clave: bosque muy húmedo, mortalidad de árboles, reclutamiento, vida media.

Los bosques húmedos tropicales son sistemas dinámicos en diferentes etapas de regeneración en donde se presentan constantemente procesos como polinización, diseminación y germinación, que constituyen la dinámica de los bosques (Brokaw, 1985; Asquith, 2002). Entre los procesos más importantes están la mortalidad y el reclutamiento de árboles; el primero se refiere al porcentaje de árboles que mueren en un periodo de tiempo dado; y el segundo, a la capacidad que tiene el bosque para incrementar el número de árboles (Londoño & Jiménez, 1999; Melo & Vargas, 2003).

La mortalidad es generada comúnmente por la senescencia, ó por otros factores como sustancias tóxicas, agentes patógenos y parásitos. Igualmente, la acción de factores ambientales como huracanes, incendios y deslizamientos, entre otros, sobre los bosques naturales, incrementan la mortalidad de árboles (Lugo & Scatena, 1996). Se puede clasificar de acuerdo a su intensidad en: transfondo cuando es menor al 5% por año y catastrófica cuando el porcentaje es mayor (Lugo & Scatena, 1996; Londoño & Jiménez, 1999; Melo & Vargas, 2003).

La relación entre la mortalidad y el reclutamiento son importantes porque mantienen más o menos constante la densidad de árboles en el bosque. La densidad de árboles y número de especies fluctúan a lo largo del tiempo, y la constancia relativa se puede mantener a través de un balance adecuado entre las tasas de mortalidad y reclutamiento (Peralta *et al.*, 1987; Ramírez *et al.*, 2002).

La composición, estructura y dinámica de los bosques puede atribuirse en parte a procesos que generan mortalidad. Por lo tanto las tasas de mortalidad y reclutamiento de árboles y su influencia sobre el funcionamiento del bosque, debe ser estudiado para entender la dinámica de la vegetación, así como para evaluar el impacto de las actividades antrópicas sobre los sistemas naturales (Carey *et al.* 1994, Lugo & Scatena 1996).

En este trabajo se analiza la mortalidad y reclutamiento de los árboles en un bosque muy húmedo tropical en Golfito, Costa Rica, durante el periodo 2007-2015, con el propósito de contribuir al

* El estudiante responsable no concluyó la etapa de revisiones de este informe. Todos los errores y carencias que presente son responsabilidad de quien lo escribe.

entendimiento de la dinámica y funcionamiento del mismo.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó en la parcela forestal La Gamba (8°39'53'' LN; 83°12'14'' LO) en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, Costa Rica (Figura 1). El bosque del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito es muy húmedo tropical (Holdridge, 1978). Es característico de tierras bajas (hasta 250 m.s.n.m.), y la precipitación anual supera 4.000 mm (Robles *et al.*, 2005).

La parcela es un cuadrado de 100m de lado (1 Ha) y tiene un sistema de coordenadas x/y: el eje x tiene una orientación de 227° con respecto al norte y el eje y 317° con respecto al norte. La parcela está dividida en 400 cuadrículas de 5m x 5m y cada cuadrícula está señalada con un poste que indica la posición x/y (Figura 2).

El trabajo involucró dos censos de árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 5 cm en 136 cuadrículas (0.34 Ha) la misma parcela (Figura 2), con un período entre censos de ocho años, entre 2007 y 2015. Se documentaron también los individuos muertos y el ingreso de individuos jóvenes, para obtener la tasa la mortalidad, la tasa de reclutamiento, la vida media del bosque y el tiempo de duplicación.

Adicionalmente se hicieron curvas de acumulación de especies y curvas de rango actividad para comparar la riqueza y composición de especies en cada censo. Para evaluar la abundancia de las especies de árboles en los distintos censos, se generó un modelo lineal generalizado con distribución de Poisson.

La tasa anual de mortalidad se calculó mediante: $m = [1 - (\ln(N_0/N_s))^{1/t}] \times 100$. En donde m es la tasa anual de mortalidad expresada en porcentaje, N_0 es el número de individuos inicialmente inventariados, N_s es el número de individuos inicialmente inventariados sobrevivientes y t el intervalo de tiempo en años transcurrido entre los censos.

La tasa anual de reclutamiento se calculó con la fórmula: $r = [(N_t/N_0)^{1/t} - 1] \times 100$.

En donde r es la tasa anual de reclutamiento expresada en porcentaje, N_t es el número de individuos inicialmente inventariados más los reclutados, N_0 es el número de individuos inicialmente inventariados y t el intervalo de tiempo en años transcurrido entre los censos.

La vida media del bosque ($t_{0.5}$), que es definida como el tiempo estimado para que la población inicial se reduzca a la mitad (Swaine & Lieberman, 1987; Del Valle, 1998; Nebel *et al.*, 2000). Se calculó como: $t_{0.5} = \ln 0.5 / \ln(1+m)$, en donde $t_{0.5}$ es la vida media en años, ln es el logaritmo natural y m es la tasa anual de mortalidad.

El tiempo de duplicación, que es el tiempo requerido por una población para duplicarse manteniendo la tasa de ingreso o reclutamiento registrado (Swaine & Lieberman, 1987; Del Valle, 1998; Nebel *et al.*, 2000). Se calculó mediante: $t_2 = \ln 2 / \ln(1+r)$, en donde t_2 es el tiempo de duplicación en años, ln es el logaritmo natural y r es la tasa anual de reclutamiento.

Resultados

En los años 2006 y 2007 fueron medidos 299 árboles y palmas de 98 especies y en 2015 se midieron 302 árboles y palmas de 96 especies (Cuadro 1 y 2). Las especies más abundantes en los dos censos fueron: *Welfia regia*, *Vochysia allenii*, *Socratea exorrhiza*, *Iriartea deltoidea*, *Pausandra trianae* y *Rinorea hummelii* (Anexo). No se encontró una diferencia significativa en la composición de especies entre ambos censos ($\chi^2=0.014$, g.l.=1, $p=0.902$).

En el período entre censos sobrevivieron 268 individuos de 74 especies, murieron 31 individuos de 24 especies (ocho desaparecidas en el censo 2015), y se reclutaron 34 individuos de 24 especies (seis nuevas en el censo 2015) (Cuadro 1 y 2). La tasa anual de mortalidad se estimó en 4% por Ha, la tasa de

reclutamiento en 3.99% por Ha, la vida media del bosque se estimó en 43 años y el tiempo de duplicación también en 43 años (Cuadro 3).

Las especies desaparecidas en 2015 son: *Guarea grandifolia*, *Guatteria rostrata*, *Protium glabrum*, *Siparuna pauciflora*, *Trichila septentrionalis*, *Ocotea sp.*, una especie de la familia Apocynaceae y una de la familia Myrtaceae (Anexo). Las especies nuevas en 2015 son: *Tovomita longifolia*, *Quiina cruegeriana*, *Cassipourea elliptica*, *Trichospermum grewifolium*, *Eugenia sp.*, y una no identificada (Anexo 1).

Las curvas de acumulación de especies indican que la riqueza presente en las 136 cuadrículas no representa el total de especies de árboles de toda la parcela, ya que no llegan a la asíntota (Figura 3). En la curva de rango abundancia se observa que la abundancia de las especies más dominantes ha tenido un cambio entre los censos, ya que *W. georgii* ha disminuido, y *V. allenii* e *I. xorrhiza* han aumentado (Figura 4). Sin embargo, aún se observa que hay una dominancia de *W. georgii*.

Las especies con más de cinco individuos que tienen mayor tasa de mortalidad son: *Acacia allenii*, *Carapa nicaraguensis*, *I. deltoidea*, *S. exorrhiza*, *V. allenii* y *W. georgii* (Figura 5). Las especies con más de cinco individuos que tienen mayor tasa de reclutamiento son: *V. allenii* y *Vochysia ferruginea*, *Henriettella odorata*, *A. allenii*, *S. exorrhiza*, *Rinorea hummelii* y *Pausandra trianae* (Figura 5).

Discusión

En el presente estudio se observa que la composición de las especies de la parcela La Gamba va cambiando lentamente y aparentemente la dominancia de *W. georgii* va en disminución, en cambio otras especies como *V. allenii* van en aumento.

La tasa anual de mortalidad de árboles de este estudio se podría considerar como “trasfondo” (<5%), de acuerdo a Lugo & Scatena (1996), que a diferencia con la mortalidad catastrófica (>5%), que se genera a menor escala y ocasiona cambios menos significativos en el bosque (Londoño & Jiménez, 1999; Melo & Vargas, 2003). Otros estudios en bosque húmedos tropicales se han estimado tasas de mortalidad de árboles de 0.67 al 3.0 % (Phillips *et al.*, 1994; Lugo & Scatena, 1996; Lewis *et al.*, 2004)

La mortalidad de árboles en este estudio, fue menor a un estudio en bosques de la India (1,61%) que presenta una precipitación alta (5.000 mm anuales) (Lewis *et al.*, 2004). Según Brokaw (1992), en la isla Barro Colorado en Panamá, las lluvias fuertes probablemente producen mayor mortalidad de árboles en la estación lluviosa. En este sentido, Gloyne (1968) afirma que las lluvias facilitan la muerte de árboles de tres formas: 1) aflojando las raíces, 2) aumentando el peso que deben soportar las ramas y los troncos, y 3) disminuyendo la capacidad del árbol para asumir una forma aerodinámica.

En cuanto a la tasa de reclutamiento, en la parcela La Gamba se encuentra dentro del rango de reclutamiento de árboles de entre 0,67 – 3,09% para bosques tropicales amazónicos, registrados por Londoño & Jiménez (1999). En bosques húmedos tropicales se han reportado tasas anuales de 1,78% para la Amazonia, 1,52% para bosques del Sureste Asiático y de 1,48% para otras regiones tropicales (Phillips *et al.*, 1994). Así mismo, otras investigaciones han presentado tasas de reclutamiento de 1,8% en bosques primarios de Costa Rica (Lieberman & Lieberman, 1987), y de 1,4% en bosques de Malasia (Manokaran & Kochummen, 1987).

En cuanto a la vida media del bosque, se han registrado datos que van desde 43 hasta 122 años, influenciada en algunos casos por las pendientes del terreno (Putz & Milton, 1990); esto muestra que pueden existir variaciones en la expectativa de vida de un ecosistema boscoso, que puede estar determinada por variables bióticas y abióticas de un bosque en particular.

Las tasas de mortalidad y reclutamiento en la parcela La Gamba, fueron similares, esto explica el hecho de hallar abundancias de árboles muy similares en los dos censos. Por el contrario, Ramírez *et al.*

(2002) encontraron que el reclutamiento fue superior a la tasa de mortalidad, por lo que hubo mayor abundancia en censos posteriores.

En conclusión, las tasas de mortalidad y reclutamiento de La Gamba, se encuentran en balance en términos de la abundancia de individuos, y es posible que el ecosistema se encuentra en equilibrio dinámico. Aparentemente en condiciones sin perturbación antropogénica el ecosistema por sí mismo puede recuperarse de los disturbios naturales. El monitoreo constante de esta parcela seguiría aportando datos valiosos para el entendimiento de su dinámica.

Agradecimientos

Se agradece a todos los compañeros del curso de Biología de campo por la ayuda en la toma de datos durante los primeros dos días del estudio, a Eduardo Chacón por la coordinación y asesoría en el estudio y a Federico Bolaños, Mauricio Fernández y Álvaro Picado por su asistencia en la toma de datos en campo.

Bibliografía

- Asquith, N. (2002). La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. En: Guariguata, M. y Kattan, G. (Ed.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (pp. 377–406). Cartago, Costa Rica: Libro Universitario Regional.
- Brokaw, N. (1985). Treefall, regrowth and community structure in tropical forests. En: Pickett, S. & White, P. (Ed.). *The ecology of natural disturbances and dynamics* (pp. 53 – 71). New York, Estados Unidos: Academic Press. Inc.
- Brokaw, N. (1992). Caída de árboles: frecuencia, cronología y consecuencias. pp. 163–172. En: Leigh, E., Rand, A. & Windsor, D. (Ed.). *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute. Editorial Presencia Ltda., Bogotá.
- Carey, Y.V., Brown, S., Gillespie, A.J.R. & Lugo, A. (1994). Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forests of Venezuela. *Biotropica* 26:255-265.
- Del Valle, J. (1998). Compatibilización del crecimiento orgánico, estructura poblacional y mortalidad: aplicación para el árbol tropical *Otoba gracilipes*. En: Primer Congreso Latinoamericano IUFRO: El manejo sustentable de los recursos forestales. Desafío del siglo XXI. Memorias. Valdivia, Chile.
- Gloyne, R.W. (1968). The structure of the wind and its relevances to forestry. *Forestry* 41 (Supplement): 7–19.
- Holdridge, L. (1978). *Ecología basada en zonas de vida*. Centro Científico Tropical, Costa Rica. 216 pp.
- Lewis, S., Phillips, O., Sheil, D., Vinceti, B., Baker, T., Brown, S., Graham, A., Higuchi, N., Hilbert, D., Laurance, W., Lejoly, J., Mahli, Y., Monteagudo, A., Nuñez, P., Sonke, B., Supardi, N., Terborgh, J. & R. Vasquez. (2004). Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology* 92: 929–944.
- Lieberman, M. & Lieberman, D. (1987). Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969–1982). *Journal of Tropical Ecology* 3(4): 347–358.
- Londoño, A.C. & Jiménez, E.M. (1999). Efecto del tiempo entre los censos sobre la estimación de las tasas anuales de mortalidad y de reclutamiento de árboles (períodos de 1, 4 y 5 años). *Crónica Forestal y del Medio Ambiente* 14(1): 41–58.

- Lugo, A. & Scatena, F. (1996). Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet and rain forests. *Biotropica* 28(4): 585–599.
- Manokaran, N. & Kochummen, K.M. (1987). Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3(4): 315–330.
- Melo, O. & R. Vargas. (2003). Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos. Universidad del Tolima, CRQ, Carder. Corpocaldas, Cortolima. 235 p
- Nebel, G., Kvist, L., Vanclay, J. & Vidaurre, H. (2000). Dinámica de los bosques de la llanura aluvial inundable de la Amazonía Peruana: Efectos de las perturbaciones e implicancias para su manejo y conservación. *Folia Amazonica* 11: 65–97.
- Peralta, R., Hartshorn, G.S., Lieberman, D. & Lieberman, M. (1987). Reseña de estudios a largo plazo sobre composición florística y dinámica del bosque tropical en la selva, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* (Supl. 1): 23–39.
- Phillips, O., Hall, P., Gentry, A., Sawyer S., & Vásquez, R. (1994). Dynamics and species richness of tropical rain forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91(7): 2805–2809.
- Putz, F. & Milton, K. (1990). Tasas de mortalidad de los árboles en la isla de Barro Colorado. En: Leigh, E., Rand, A. & Windsor, D. (Ed.). *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo* (pp. 157–162). Smithsonian Tropical Research Institute. Editorial Presencia Ltda. Bogotá.
- Ramírez, H., Torres, A. & Serrano, J. (2002). Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque nublado de la cordillera de los Andes, Venezuela. *Ecotropicos* 15(2): 177–184.
- Robles, T., Ortiz, R. & Gómez-Laurito, J. (2005). Aspectos generales del bosque del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. En: Segura, J. L. & Bolaños, F (Ed.). *Historia natural de Golfito – Costa Rica* (pp. 97 – 106). Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio.
- Swaine, M. & Lieberman, D. (1987). Note on the calculation of mortality rates. *Journal of Tropical Ecology* 3: 331–333.
- Swaine, M.D. (1989). Population dynamics of tree species in tropical forests. Pp. 101–110, En: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C. & Balslev, H. (Ed.): *Tropical forests: botanical, dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, Londres.

CUADRO 1

Número de individuos de árboles en las 136 cuadrículas (0.34 Ha) muestreadas en el censo de 2006-2007 y el de 2015 en la parcela forestal de La Gamba, Golfito, Costa Rica.

Individuos en 2006 y 2007	Individuos en 2015	Individuos muertos	Individuos sobrevivientes	Individuos reclutados
299	302	31	268	34

CUADRO 2

Número de especies de árboles en las 136 cuadrículas (0.34 Ha) muestreadas en el censo de 2006-2007 y el de 2015 en la parcela forestal de La Gamba, Golfito, Costa Rica.

Especies en 2006 y 2007	Especies en 2015	Especies con mortalidad	Especies con reclutamiento	Especies desaparecidas	Especies nuevas
98	96	24	24	8	6

CUADRO 3

Tasa anual de mortalidad y reclutamiento, vida media del bosque y tiempo de duplicación de árboles en la parcela forestal de La Gamba, Golfito, Costa Rica.

Tasa anual de mortalidad	Tasa anual de reclutamiento	Vida media del bosque (años)	Tiempo de duplicación (años)
1.36	1.36	81	81

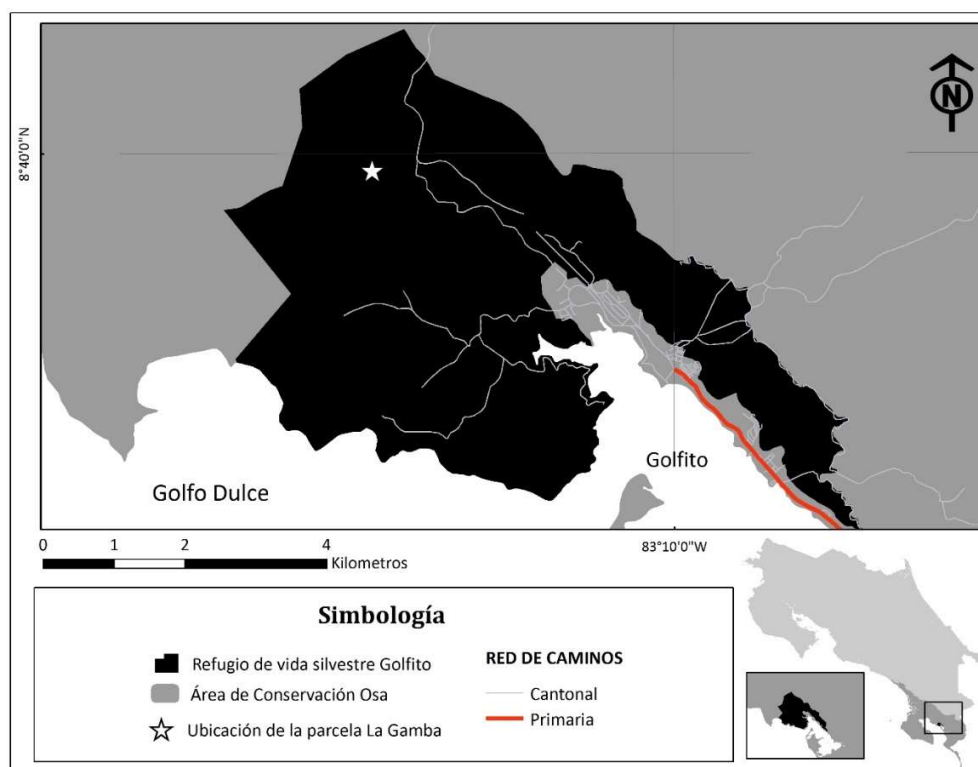


Figura 1: Ubicación de la parcela forestal La Gamba, Golfito, Costa Rica.

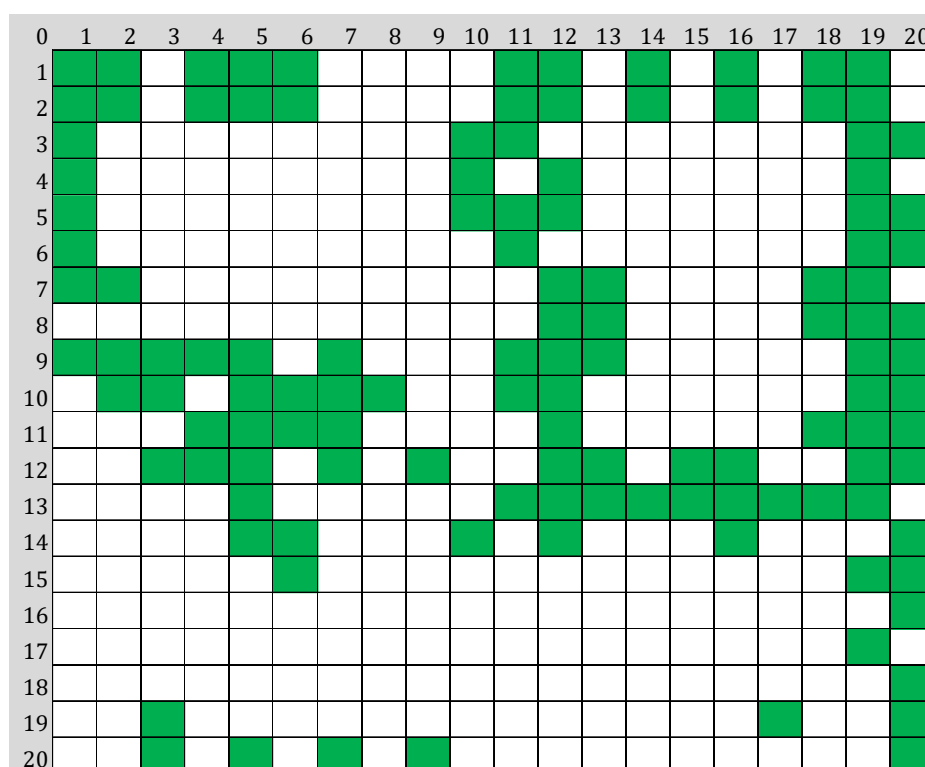


Figura 2: Forma de la parcela forestal La Gamba y distribución de cuadrantes x/y, Golfito, Costa Rica. En verde se muestran las cuadrículas censadas en 2006-2007 y 2015.

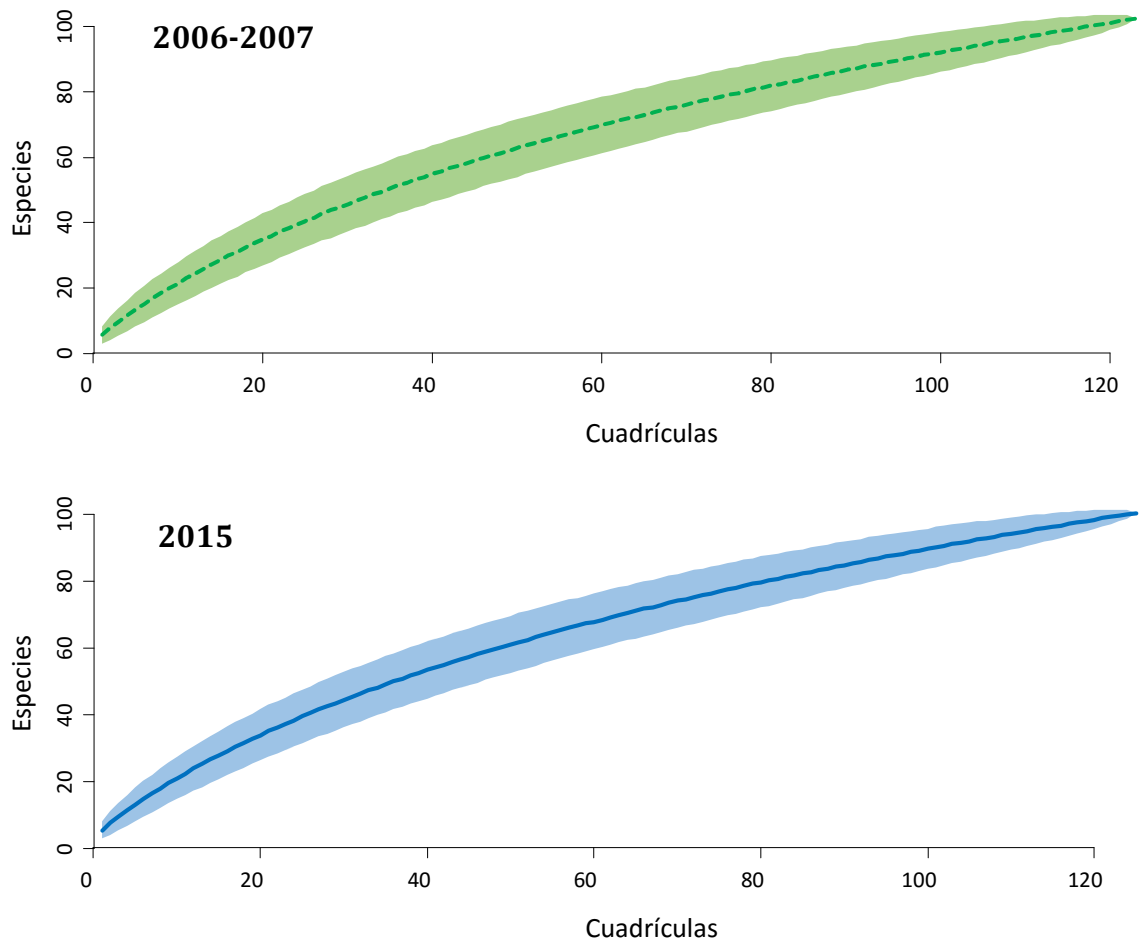


Figura 3: Curvas de acumulación de especies de árboles en las 136 cuadrículas (0.34 Ha) muestreadas en el censo de 2006-2007 y el de 2015 en la parcela forestal de La Gamba, Golfito, Costa Rica.

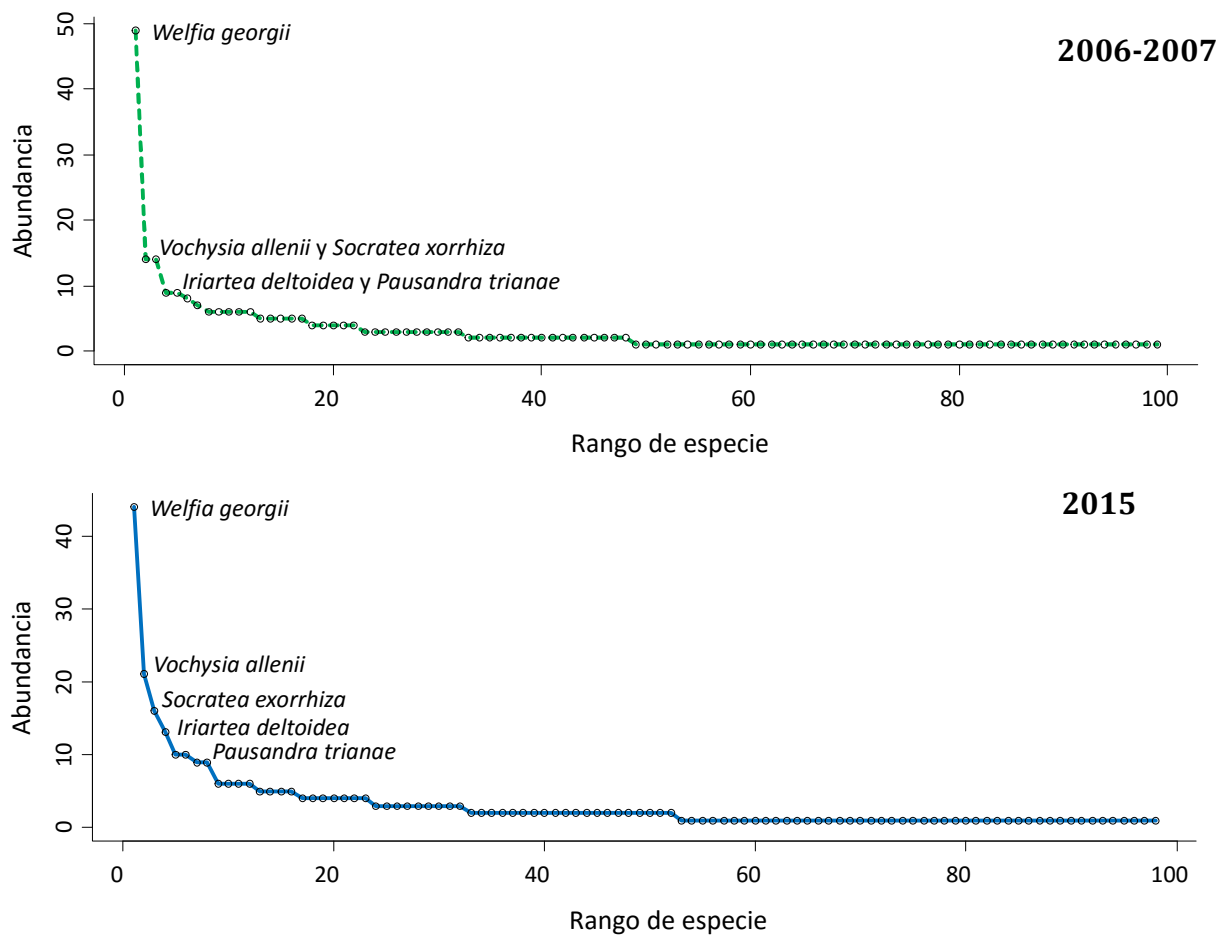


Figura 4: Curvas de rango abundancia de especies de árboles en el censos de 2006-2007 y el de 2015 en la parcela forestal de La Gamba, Golfito, Costa Rica.

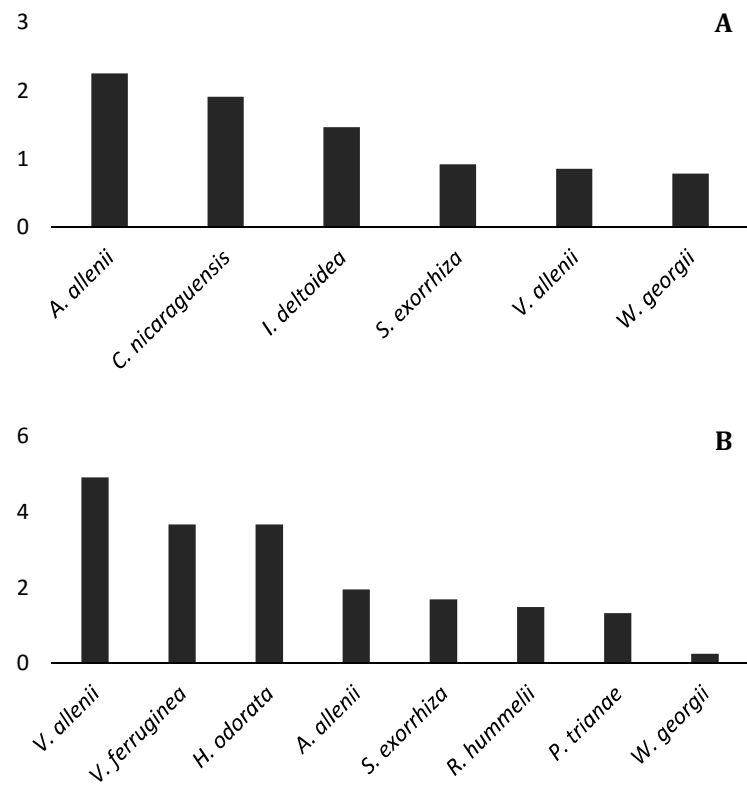


Figura 5: Especies de árboles con mayor tasa de mortalidad (A) y mayor tasa de reclutamiento (B) entre los censos de 2006-2007 y 2015 en la parcela forestal La Gamba, Golfito, Costa Rica.

ANEXO

Especies de árboles encontradas en las 136 cuadrículas (0.34 Ha) muestreadas entre el 2006 y el 2015 en la parcela forestal de La Gamba, Golfito, Costa Rica.

Orden	Familia	Especie	Censo 2006- 2007	Censo 2015	Muertos	Reclutas
Apiales	Araliaceae	<i>Dendropanax sp.</i>	5	6	0	1
Arecales	Arecaceae	<i>Asterogyne martiana</i>	1	2	0	1
		<i>Cryosophylla guagara</i>	2	1	1	0
		<i>Euterpe precatoria</i>	1	1	0	0
		<i>Geonoma congesta</i>	1	1	0	0
		<i>Iriartea deltoidea</i>	9	8	1	0
		<i>Socratea exorrhiza</i>	14	15	1	2
		<i>Welfia georgii</i>	49	47	3	1
Caryophyllales	Polygonaceae	<i>Coccoloba sp.</i>	1	2	0	1
Celastrales	Lepidobotryaceae	<i>Ruptiliocarpus caracolito</i>	1	1	0	0
Ericales	Primulaceae	<i>Ardisia dodgei</i>	5	5	0	0
		<i>Ardisia furfuracella</i>	3	3	0	0
		<i>Parathesis acostensis</i>	1	1	0	0
		<i>Parathesis calophylla</i>	1	1	0	0
	Sapotaceae	<i>Chromolucuma rubriflora</i>	1	1	0	0
		<i>Pouteria aff. laevigata</i>	1	1	0	0
		<i>Pouteria bulliformis</i>	1	1	0	0
		<i>Pouteria cf. campechiana</i>	1	1	0	0
		<i>Pouteria lecythidicarpa</i>	2	3	0	1
		<i>Pouteria sp. 2</i>	1	1	0	0
		<i>Pouteria sp.</i>	4	4	0	0
		<i>Pradosia atrovioleacea</i>	1	1	0	0
Fabales	Fabaceae	<i>Acacia allenii</i>	6	6	1	1
		<i>Copaifera camibar</i>	2	2	0	0
		<i>Dussia mexicana</i>	1	1	0	0
		<i>Inga sp.</i>	3	3	0	0
		<i>Inga venusta</i>	1	1	0	0
		<i>Peltogyne purpurea</i>	3	2	1	0
Gentianales	Apocynaceae	Apocynaceae 1	1	0	1	0
	Rubiaceae	<i>Borojoa panamensis</i>	1	1	0	0
		<i>Coussarea hondensis</i>	1	1	0	0
		<i>Duroia costaricensis</i>	4	4	0	0
		<i>Posoqueria coriacea</i>	1	1	1	1
Lamiales	Boraginaceae	<i>Cordia cymosa</i>	1	1	0	0
		<i>Cordia lucidula</i>	1	1	0	0
Laurales	Lauraceae	<i>Ocotea sp.</i>	1	0	1	0
		<i>Ocotea wedeliana</i>	1	1	0	0
	Siparunaceae	<i>Siparuna pauciflora</i>	1	0	1	0
Magnoliales	Annonaceae	<i>Guatteria amplifolia</i>	6	6	0	0

Orden	Familia	Especie	Censo 2006- 2007	Censo 2015	Muertos	Reclutas
Malpighiales	Magnoliaceae	<i>Guatteria rostrata</i>	2	0	2	0
		<i>Talauma gloriensis</i>	1	1	0	0
		<i>Myristicaceae</i>	3	3	1	1
	Myristicaceae	<i>Compsonura excelsa</i>	3	3	1	1
		<i>Otoba novogranatensis</i>	1	1	0	0
		<i>Virola koschnyi</i>	3	2	1	0
	Myristicaceae	<i>Virola macrocarpa</i>	2	2	0	0
		<i>Virola sebifera</i>	1	2	0	1
		<i>Virola surinamensis</i>	1	1	0	0
	Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	1	1	0	0
		<i>Marila laxiflora</i>	5	5	0	0
		<i>Marila pluricostata</i>	4	3	1	0
	Chrysobalanaceae	<i>Hirtella sp.</i>	3	3	0	0
		<i>Clusiaceae</i>	2	2	0	0
		<i>Symphonia globulifera</i>	2	2	0	0
	Clusiaceae	<i>Tovomita longifolia</i>	0	1	0	1
		<i>Euphorbiaceae</i>	1	1	0	0
		<i>Alchorneopsis floribunda</i>	1	1	0	0
	Euphorbiaceae	<i>Croton schideanus</i>	2	2	1	1
		<i>Pausandra trianae</i>	9	10	0	1
		<i>Humiriaceae</i>	2	2	0	0
	Humiriaceae	<i>Humiriastrum diguense</i>	2	2	0	0
		<i>Lacistemataceae</i>	2	3	0	1
		<i>Lozania pittieri</i>	2	3	0	1
	Ochnaceae	<i>Quiina cruegeriana</i>	0	1	0	1
		<i>Phyllanthaceae</i>	1	1	0	0
		<i>Hyeronima alchorneoides</i>	1	1	0	0
	Rhizophoraceae	<i>Cassipourea elliptica</i>	0	1	0	1
		<i>Salicaceae</i>	1	1	0	0
		<i>Casearia arborea</i>	1	1	0	0
Malvales	Salicaceae	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	1	1	0	0
		<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	5	1	4	0
		<i>Violaceae</i>	8	9	0	1
	Violaceae	<i>Rinorea hummelii</i>	8	9	0	1
		<i>Malvaceae</i>	1	1	0	0
		<i>Apeiba membranaceae</i>	1	1	0	0
	Malvaceae	<i>Apeiba tibourbou</i>	2	1	1	0
		<i>Goethalsia meiantha</i>	1	1	0	0
		<i>Sterculia recordiana</i>	4	4	0	0
	Trichospermum	<i>Trichospermum grewifolium</i>	0	1	0	1
Myrtales	Combretaceae	<i>Terminalia amazonia</i>	2	2	0	0
		<i>Terminalia oblonga</i>	1	1	0	0
		<i>Melastomataceae</i>	6	8	0	2
	Melastomataceae	<i>Henriettella odorata</i>	6	8	0	2
		<i>Henriettella tuberculosa</i>	1	1	0	0
		<i>Myrtaceae</i>	0	1	0	1
	Myrtaceae	<i>Eugenia sp.</i>	0	1	0	1
		<i>Myrtaceae 1</i>	1	0	1	0
		<i>Vochysiaceae</i>	15	21	1	7
	Vochysiaceae	<i>Vochysia allenii</i>	15	21	1	7
		<i>Vochysia ferruginea</i>	6	8	0	2

Orden	Familia	Especie	Censo 2006- 2007	Censo 2015	Muertos	Reclutas
Oxalidales	Elaeocarpaceae	<i>Sloanea picapica</i>	1	1	0	0
Rosales	Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	1	1	0	0
		<i>Brosimum guianense</i>	2	2	0	0
		<i>Brosimum lactecens</i>	6	6	0	0
		<i>Brosimum sp.</i>	1	1	0	0
		<i>Brosimum utile</i>	3	3	0	0
		<i>Castilla tunu</i>	1	1	0	0
		<i>Ficus tonduzi</i>	1	1	0	0
		<i>Naucleopsis ulei</i>	2	2	0	0
		<i>Perebea hispidula</i>	6	6	0	0
		<i>Perebea sp.</i>	1	1	0	0
Sapindales	Burseraceae	<i>Protium aracouchini</i>	3	3	0	0
		<i>Protium glabrum</i>	2	0	2	0
		<i>Protium pecuniosum</i>	1	1	0	0
		<i>Protium ravenii</i>	1	1	0	0
		<i>Protium sp.</i>	3	4	0	1
		<i>Tetragastris panamensis</i>	1	1	0	0
		<i>Trattinnickia aspera</i>	2	2	0	0
	Meliaceae	<i>Carapa nicaraguensis</i>	7	6	1	0
		<i>Guarea grandifolia</i>	1	0	1	0
		<i>Trichila septentrionalis</i>	1	0	1	0
	Sapindaceae	<i>Matayba oppositifolia</i>	1	1	0	0
		<i>Talisia nervosa</i>	4	4	0	0
	Simaroubaceae	<i>Simarouba amara</i>	3	2	1	0
Violales	Flacourtiaceae	<i>Laetia procera</i>	2	2	0	0
No identificada	No identificada	No identificada	0	2	0	2
Total de Individuos			299	302	31	34
Total de Especies			98	96	24	24

PROYECTOS INDIVIDUALES



Distribución espacial de *Phylloicus* (Calamoceratidae: Trichoptera) y de los tipos de casa según la corriente y el uso de hojas descompuestas para su construcción

Irene Calderón-Sanou¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; irecalsa@gmail.com

Resumen: Las larvas de *Phylloicus* son abundantes en las hojas que se acumulan tanto en posas como en corrientes y se distinguen por construir casas aplanadas con material vegetal. Se propone que hay un cambio en el hábitat de la larva durante su desarrollo con respecto al gradiente de corriente y que las proporciones morfológicas de la casa y la proporción de individuos según el morfotipo va a ser diferentes según la velocidad de corriente. Se muestrearon 16 puntos en la quebrada Corozal, Golfito. En cada punto se recolectó una muestra de larvas de *Phylloicus* y se midió la velocidad de corriente y la profundidad. En el laboratorio se tomaron medidas de las larvas y sus casas usando Image J. No se encontró ninguna relación entre la velocidad de corriente y los aspectos morfológicos evaluados en este estudio. Las larvas de diferente tamaño y casas están distribuidas por igual en el gradiente de corriente y posiblemente el sustrato de hojas funcione como un aislante que no permite un contacto directo entre la corriente y las larvas. Se encontró una distribución diferenciada de los morfotipos a lo largo de la quebrada, lo que sugiere segregación espacial de estos. Para poner a prueba la selectividad de las larvas por el tipo de hojas según su grado de descomposición, se utilizaron hojas de dos especies de árboles, *Ocotea* sp. y *Virola* sp., y se realizó un experimento en el laboratorio en el que la larva tenía que escoger entre hojas con diferentes grados de descomposición para cada especie de árbol (30 réplicas). Se observó una preferencia por hojas con descomposición avanzada, posiblemente debido a que son más fáciles de cortar. En conclusión, la condición hidráulica no resultó ser un factor determinante en la morfología estudiada de las larvas de *Phylloicus* de la quebrada Corozal, pero si existe una preferencia por hojas descompuestas para la construcción de casas lo que puede ser importante para entender el proceso de descomposición de hojarasca en los ríos.

Palabras clave: gradiente de corriente, morfotipo, morfometría, hojarasca, descomposición.

Durante el crecimiento y desarrollo de un organismo, su nicho espacial puede cambiar debido al requerimiento alimenticio o hidráulico, en caso de organismos acuáticos, por cambios en tamaño (Poff & Ward, 1992; Buffagni *et al.*, 1995). En macroinvertebrados acuáticos, esto se puede reflejar en una variación en la dieta durante el desarrollo de la larva o el aumento en el consumo de oxígeno. Se ha visto en diferentes larvas de macroinvertebrados que hay una distribución diferenciada entre larvas por su tamaño en microambientes con distinta velocidad de corriente (Osborne & Herricks, 1987; Sagnes *et al.*, 2008). Los cambios de hábitat que se producen durante el desarrollo de un organismo pueden explicar la amplia distribución que se observa para algunos organismos cuando no se consideran los estadios ontogénicos (Sagnes *et al.*, 2008).

Las larvas de *Phylloicus* (Calamoceratidae: Trichoptera) se alimentan raspando el detrito de las hojas, por lo que juegan un importante rol en la conversión y descomposición de materia vegetal en los ecosistemas loticos (Wallace & Webster, 1996; Rincón & Martínez, 2006). Estas tienen una amplia distribución en los ríos y son abundantes tanto en hojas sumergidas en las posas como en los grupos de hojas que se acumulan en las corrientes (Prather, 2003).

Las larvas de *Phylloicus* se caracterizan por construir casas aplanadas dorsoventralmente con las hojas disponibles en los ríos (Springer, 2010). Se considera que la principal función de estas casas es la defensa contra depredadores a través del camuflaje en el sustrato donde vive la larva (Otto & Svensson, 1980; Otto, 2000), aunque se han propuesto funciones secundarias como la adaptación a las condiciones hidráulicas (Webster & Webster, 1943; Statzner & Holm, 1989) o la maximización de la entrada de oxígeno (Williams *et al.*, 1987). Para la construcción de las casas portables, las larvas de *Phylloicus*

utilizan varias piezas que cortan ellas mismas de las hojas disponibles en el ambiente, por lo que el tamaño y forma de la casa puede ser influenciado por la necesidades de la larva y el ambiente en el que se encuentra. Las condiciones hidráulicas ejercen una presión física directa sobre los organismos que habitan en los ríos (Weissenberger *et al.*, 1991). Webster y Webster (1943) observaron que las larvas de *Goera calcarata* Banks, 1899, construían casas con material inorgánico y más pesadas en presencia de corriente como una adaptación a este ambiente. Portar una casa representa un costo para el portador y por lo tanto una morfología que facilite la movilidad en el ambiente que lo rodea, será favorecida (Otto, 2000).

Se ha propuesto que algunas características como abundancia, calidad, dureza y composición química de las hojas pueda afectar la selección por parte de las larvas para la construcción de la casa (Moretti *et al.*, 2009). Se ha observado una preferencia por usar hojas más abundantes y con altos contenidos fenólicos y de lignina (Rincón & Martínez, 2006; Moretti *et al.*, 2009). En el proceso de descomposición de las hojas en los ríos, estas son colonizadas por micro y macroorganismos que producen cambios en su composición química y biomasa (Webster & Benfield, 1986; Gaudes *et al.*, 2009). Si existe una selección de las larvas por hojas en relación a su composición química es posible que estos tengan una preferencia por hojas según su estado de descomposición.

Los objetivos de este estudio son, por un lado, analizar si se da variación en la morfología y tamaño de las casas de larvas de *Phylloicus* con respecto a la velocidad de la corriente y por otro lado, determinar si existe preferencia por parte de la larva en la elección de las hojas que utiliza para construir su casa con respecto al nivel de descomposición de estas. Con respecto al primer punto, se esperaban poner a prueba las siguientes hipótesis: 1) el tamaño de las larvas va a ser diferente según la velocidad de corriente para un mismo morfotipo, 2) las proporciones entre las medidas de la casa (ancho/largo) van a variar con respecto a la velocidad de corriente, 3) las proporciones de individuos según la morfología de su casa va a ser diferentes según la velocidad de corriente. Para el segundo objetivo, se espera que las larvas tengan una mayor preferencia por las hojas menos descompuestas ya que están son más duras y tienen mayores contenidos fenólicos.

Materiales y métodos

Sitio de estudio: El estudio se realizó en la quebrada Colozal, en Golfito, Costa Rica (8°38'29''N, 83°11'26''O; 7 m.s.n.m.). Los muestreos se hicieron en el sector de la lechería donde la vegetación es abundante a la orilla de la quebrada y está constituida principalmente por árboles grandes y arbustos nativos de la zona. La hojarasca que es arrastrada se acumula ya sea en pozas o en las piedras en las corrientes y los macroinvertebrados acuáticos asociados a este sustrato, como *Phylloicus*, son abundantes y fáciles de encontrar.

Especies de estudio: El género *Phylloicus* es endémico del nuevo mundo y contiene 61 especies con una distribución neotropical (Prather 2003). Este junto con el género *Banyallarga* son los únicos representantes de la familia Calamoceratidae en Costa Rica. Para distinguir entre las larvas de los dos géneros se ha usado generalmente el tipo de material utilizado en la construcción de las casas: las casas portables de las larvas de *Phylloicos* están compuestas de hojas, corteza o madera y son aplanadas dorsoventralmente, mientras que las casas de *Banyallarga* están compuestas principalmente de fragmentos minerales (Springer, 2010). Son escasos los estudios que asocian los estadios inmaduros de *Phylloicus* con su estado adulto, por lo que se vuelve muy difícil distinguir entre especies a nivel de larvas (Rueda, 2013). En este estudio se trabajó utilizando la morfología de la casa portable para distinguir a nivel de morfotipo. En un grupo de especies de *Phylloicus* las casas son construidas utilizando únicamente un fragmento de hoja ventral y uno dorsal, mientras que otro grupo de especies utiliza una serie de fragmentos superpuestos ventral y dorsalmente (Flint & Angrisano, 1985). Se le llamó casas “simples” a las del primer tipo, incluyendo casas con máximo dos fragmentos por lado (Figura 1A), y casas “múltiples” a las del segundo tipo, incluyendo aquellas casas que tuvieran más de tres fragmentos superpuestos de un solo lado (Figura 1B).

Recolecta de datos: El muestreo se realizó del 27 de enero al 2 de febrero de 2015. Se muestrearon 16 puntos en total de abajo hacia arriba respecto al curso de la quebrada, en cinco sitios diferentes. Se buscaron puntos de recolecta con diferentes velocidades de corriente y se medía la velocidad utilizando el método de la naranja, en el cual se fija una distancia, en este caso 1m, y se mide el tiempo que tarda la naranja en recorrer esta distancia. Se anotaba la profundidad (cm) y la condición del paquete de hojas, que podía estar depositado en el fondo o prensado por alguna rama o piedra en corrientes. En cada punto se recolectaba un paquete de hojas que se escurría en un colador y se pesaba en partes hasta alcanzar los 200g. En el sitio se separaban todos los *Phylloicus* que se encontraran en el paquete de hojas para las posteriores mediciones en el laboratorio.

Mediciones morfológicas: Para cada larva de *Phylloicus* se anotaba el tipo de casa, asignado según el número de piezas de hojas y la disposición y forma de estas, y se tomaban las medidas de ancho y largo de la casa (Figura 1A,B). Luego se sacaba la larva de la casa y se tomaban medidas de largo, desde la cabeza hasta el último segmento del abdomen, y ancho, usando para esto un segmento central del abdomen (Figura 1C). Todas las medidas se sacaron tomando fotografías y usando el programa Image J (Abràmoff *et al.*, 2004).

Análisis estadísticos:

- *Morfología de larvas y casas en el río;* todos los análisis estadísticos se hicieron utilizando el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001). Se hizo un análisis de correlación entre las diferentes medidas morfológicas tomadas. Para determinar diferencias en el largo de la larva según la velocidad de corriente se hicieron tres categorías de velocidad de corriente: lenta, >0.8 cm/s; media, de 1 a 3 cm/s; y rápida, >4 cm/s. Para cada morfotipo se hizo un ANDEVA (o Kruskal-Wallis en caso de no cumplir el supuesto de normalidad) entre las diferentes categorías de velocidad de corriente y entre categorías de profundidad (baja, <20 cm; media, de 20 a 50 cm; profundo, >50 cm), para controlar que este último factor no estuviera afectando la distribución de las larvas de diferentes tamaños. De igual forma, se hizo un ANDEVA para determinar si existía diferencia en la proporción ancho/largo de la casa con respecto a la velocidad de corriente y con respecto a la condición de la hoja (en el fondo o prensada).

Para ver si la abundancia de larvas variaba entre las diferentes categorías de velocidad de corriente se hizo un chi cuadrado de bondad y ajuste. Se calculó la proporción de cada morfotipo en cada categoría de velocidad de corriente y se realizó un chi cuadrado de homogeneidad de los datos de frecuencia para determinar si existían diferencias. De igual forma, se determinó si habían diferencias de los morfotipos según el sitio en el río de abajo hacia arriba en su cause.

- *Preferencia de hojas;* las larvas de *Phylloicus* que tuvieran casas “simples”, compuestas únicamente de dos hojas se recolectaron el 30 de enero de 2015 en el sitio de muestreo de más abajo de la quebrada Corozal, Golfito; provenientes de diferentes pozas que tuvieran un tamaño mediano. En total 70 larvas fueron llevadas inmediatamente al laboratorio y se colocaron en peceras aclimatadas con un suelo de piedras finas, durante 24 horas. Las peceras se mantuvieron aireadas con una bomba y se colocaron hojas recolectadas de las mismas pozas para alimentar a las larvas.

Para el experimento, se utilizaron hojas de dos especies de árboles abundantes a la orilla de la quebrada Corozal: *Virola* sp. y *Ocotea* sp. Se diferenciaron visualmente las hojas que hubieran caído recientemente en la quebrada y hojas con un mayor grado de descomposición. Para ambas especies era fácil distinguir entre estas dos categorías por diferencia en la dureza de la hoja, las más descompuestas eran más quebradizas, y en la coloración del envés, que era gris en hojas más recientes y se oscurecía en hojas más viejas y descompuestas.

Para el experimento, se utilizaron platos plásticos de 15 cm de diámetro y 8 cm de profundidad. Para verificar que las hojas de ambas especies de árboles pudieran ser usadas por las larvas para construir las casas se hizo un pequeño experimento colocando hojas de una sola especie en un plato con una larva y se esperó a que construyera la casa (cuatro réplicas por especie). Una vez que se comprobó que podían

usar ambos tipos de hojas se prosiguió con los experimentos. En esta prueba se observó que algunas larvas usaron piedras del fondo y pequeños pedazos de hojas para construir sus casas, por lo que se eliminó el fondo de piedras para los siguientes experimentos.

Para cada especie de árbol se colocaron cuatro cuadros de hojas (3x3cm), dos recientes y dos descompuestas, en cada plato (30 réplicas por especie). Las larvas se sacaban con cuidado de la casa y se colocaba una por plato. Se esperó 24 horas para que construyeran la casa. En el caso de que la larva no construyera después de este tiempo, se reemplazaba por otra larva para completar el número de réplicas. Al final del experimento se contaba el número y tipo de hojas usadas por la larva para la construcción de la casa y se anotaba el tipo de casa construido: “simple” si era de dos piezas como la casa original, o “compuesta” si incorporaban más de dos piezas. Se consideraba usada aquella hoja que tuviera un pedazo cortado que hubiera sido incorporado en la casa de la larva. Del 31 de enero al 1 de febrero se realizó el experimento con las hojas de *Virola* sp. y del 1 al 2 de febrero el experimento con hojas de *Ocotea* sp. Ninguna larva murió durante el experimento y se liberaron después del experimento.

Se hizo la prueba del signo, que es una prueba pareada no paramétrica, para determinar si había preferencia de las larvas por usar algún tipo de hoja más que otro (reciente o descompuesta), esto para cada especie de árbol. Se realizó un chi cuadrado de homogeneidad para determinar si habían diferencias en el número de larvas que construyeron casas “simples” (igual a la original) y larvas que construyeron casas “múltiples” (más de dos piezas).

Resultados

Morfología de larvas y casas en el río: Se midieron un total de 125 larvas, encontradas en los 16 puntos de colecta. Todas las variables morfológicas de la larva y la casa estaban correlacionadas de forma positiva entre sí (Cuadro 1 y 2). La que menor relación mostró fue el ancho de la casa con las otras variables del Cuadro 2.

El tamaño promedio de la larva de *Phylloicus* resultó similar (Figura 2) con respecto a la velocidad de corriente tanto para el morfotipo de casas simples ($F_{(2,69)}=3.02$, $p=0.055$); como para el morfotipo de casas complejas ($F_{(2,49)}=1.49$, $p=0.236$). Tampoco se encontró que el tamaño promedio de las larvas estuviera determinado por la profundidad (morfotipo de casas simples: $F_{(2,69)}=1.83$, $p=0.169$; morfotipo de casas complejas: $F_{(2,49)}=1.03$, $p=0.366$).

No se observó que la proporción media de ancho/largo de las casas de *Phylloicus* se viera afectada por la velocidad de corriente (morfotipo de casas simples: $F_{(2,69)}=2.58$, $p=0.083$; morfotipo de casas complejas: Kruskal-Wallis: $H_{(2,49)}=2.35$, $p=0.308$; Figura 3) ni por el estado de la hojarasca (morfotipo de casas simples: $F_{(2,70)}=0.75$, $p=0.388$; morfotipo de casas complejas: Kruskal-Wallis: $H_{(2,50)}=3.44$, $p=0.064$).

Las larvas de *Phylloicus* no estaban distribuidas homogéneamente entre los niveles de intensidad de corriente. La mayor parte de individuos se encontró en corrientes lentas (57%) y disminuyó conforme aumentaba la velocidad de corriente (27% en corrientes de velocidad media y 16% en corrientes rápidas) ($\chi^2=38.13$, g.l.=2, $p<0,001$; Figura 4); sin embargo, la proporción de los dos morfotipos fue similar entre los niveles de velocidad de corriente ($\chi^2=3.48$, g.l.=2, $p=0,176$). Se observó que la proporción de las larvas con casas simple disminuyó conforme se avanza río arriba mientras que la proporción de larvas con casas múltiples aumentó ($\chi^2=55.05$, g.l.=4, $p<0,001$; Figura 5).

Preferencia de hojas: Las larvas de *Phylloicus* construyeron casas con hojas de ambas especies de árboles. En los experimentos de preferencia de hojas, 30 larvas construyeron casas con las hojas de *Ocotea* sp. y 28 con las hojas de *Virola* sp. Tanto con las hojas de *Virola* sp. como con las hojas de *Ocotea* sp., se observó una preferencia por las hojas más descompuestas para la construcción de las casas (*Ocotea* sp., Prueba del signo: $r=16$, $p=0.004$; *Virola* sp., Prueba del signo: $r=23$; $p<0.001$; Figura 6). En la mayoría

de los casos se construyeron casas “múltiples” diferentes a la original, usando más de dos piezas para la construcción (*Ocotea* sp.: $\chi^2=16$, $p=0.004$; *Virola* sp.: $\chi^2=23$; $p<0.001$; Figura 7).

Discusión

Morfología de larvas y casas en el río: La mayoría de larvas de *Phylloicus* de la quebrada Corozal se encontraron en ambientes con corrientes lentas, por lo que podrían ser considerados como especies limnofílicas. La velocidad de corriente no parece tener ningún efecto sobre los aspectos morfológicos evaluados en este estudio. Todos los tamaños larvales de *Phylloicus* en la quebrada Corozal tienen la misma distribución con respecto al gradiente de corriente. Por lo tanto, no parece haber un cambio de nicho asociado a la corriente durante el desarrollo larval de *Phylloicus*. Algunos individuos pueden colonizar ambientes con corriente, pero esto no depende de su tamaño. La presencia de individuos en corriente podría ser casual debido a un arrastre de las hojas por la corriente y no una consecuencia del comportamiento de la larva. En *Helicopsyche borealis* (Hagen, 1861), se observó que la microdistribución de las larvas estaba asociada a la disponibilidad y calidad del alimento del parche de hojas (Carpenter 1984). Landeiro y colaboradores (2010), encontraron en un estudio de colonización de parches de hojas, una densidad similar de *Phylloicus* entre parches de diferentes tamaños, lo que podría significar que hay una movilidad importante de larvas de un parche a otro.

La adaptación morfológica de las casas a las condiciones hidráulicas que observaron Webster y Webster (1943) en *G. calcarata*, no parece ocurrir en las especies de *Phylloicus* de la quebrada Corozal. Así, la velocidad de corriente no parece ser un factor determinante en la morfología de las casas. La longitud y ancho de la larva y de las casas son medidas que están correlacionadas entre sí, como era de esperarse. Conforme la larva crece construye una casa más grande que funcione mejor para su nuevo tamaño. Sin embargo, a diferencia de cómo se había pensado, las proporciones de la casa no varían en relación al gradiente de corriente.

Las larvas de *Phylloicus* permanecen durante su desarrollo dentro de los paquetes de hojas alimentándose. Es posible que el paquete de hojas provoque un aislamiento de la larva al ambiente físico que lo rodea y que la corriente no ejerza una presión directa sobre el cuerpo del organismo, y por lo tanto, no haya un efecto en su comportamiento. Se debe tomar en consideración la interacción entre el cuerpo del organismo acuático y las fuerzas que ejerce la corriente sobre este (Statzner & Holm, 1989). En este caso, se debe estudiar con técnicas especializadas como cambia el ambiente entre las láminas de hojas acumuladas y su exterior. Aunque ambos morfotipos se encuentran en igual proporción en pozas o en corrientes, se observó una distribución diferenciada de ambos morfotipos a lo largo de la quebrada. El grupo de casas “múltiples” parece haber colonizado las partes más arriba de la quebrada mientras que el grupo de casas “simples” se mantiene más abajo en el río y deja de aparecer más arriba. En este sentido, Orlofske *et al.* (2013) observaron que los grupos de Trichoptera de zonas templadas con casas de diferente forma y material de construcción tenían una distribución diferente en el gradiente de corriente. Esto sugiere que el comportamiento ligado a la construcción de las casas, incluyendo el material y las proporciones de estas, pueden ser una adaptación de las larvas al ambiente físico en el que se encuentra en un nivel más alto de la jerarquía taxonómica. El patrón de distribución en la quebrada estudiada en Golfito sugiere que estos morfotipos tienen una distribución segregada a lo largo del río, pero que traslapa en sus extremos. Es posible que estos dos morfotipos representen especies o grupos de especies distintos y que su distribución sea un reflejo de segregación interespecífica en la quebrada debido posiblemente a competencia (Heino 2009).

Preferencia de hojas: Las larvas de *Phylloicus* demostraron tener una preferencia por hojas con mayor grado de descomposición. En estudios anteriores se ha visto que las larvas tienden a preferir hojas que sean menos atractivas para otros invertebrados raspadores y para la colonización microbial (Rincón & Martínez, 2006; Bastian *et al.*, 2007; Moretti *et al.*, 2009), de esta forma la larva evita que la casa sea colonizada y degradada por otros organismos, asegurando así una mayor protección y durabilidad. Las casas menos atractivas suelen ser aquellas con mayor dureza y mayores contenidos fenólicos y de lignina

(Rincón & Martínez, 2006; Bastian *et al.*, 2007). En el experimento realizado se observó lo contrario, ya que las larvas seleccionaron hojas de menor dureza y más degradadas, es decir, más atractivas y accesibles para colonizadores secundarios como invertebrados raspadores. Durante el muestreo se observó que algunas larvas se alimentaban de las algas presentes sobre las casas de otras larvas de *Phylloicus*, lo que concuerda con esta información. Landeriro y colaboradores (2010) indican que la actividad de invertebrados raspadores, entre ellos *Phylloicus* y su papel en la degradación de la hojarasca es mayor a partir del día 19 de colonización en un paquete de hojas. Si hay una mayor actividad asociada a las hojas descompuestas, las larvas de *Phylloicus* podrían estar seleccionando estas hojas para la construcción de las casas debido a que son las más abundantes en el ambiente donde se alimentan.

La presencia de depredadores y de otros organismos asociados a hojarasca podrían estar afectando el comportamiento de las larvas en cuanto a su selección. Rezende y colaboradores (2015) observaron que el riesgo de depredación y la densidad pueden afectar la actividad de las larvas de *Phylloicus* y el procesamiento de la hojarasca en ríos. La depredación parece ser uno de los factores más influyentes en la construcción de las casas (Otto & Svensson, 1980; Otto, 2000), por lo tanto habría que estudiar la presión que estos ejercen sobre las larvas de la quebrada Corozal en comparación de los otros estudios que se han hecho de preferencia de hojas y ver si esto explica la diferencia en la selección. Al haber una menor presión de parte de depredadores, la solidez y duración de la casa puede tornarse menos importante. Ya que la construcción de la casa representa un costo energético importante para la larva (Otto & Svensson, 1980; Otto, 2000), cortar hojas de menor dureza podría ser considerado como un ahorro en el esfuerzo invertido. Bastian y colaboradores (2007) observaron que larvas de dos especies simpátricas de tricópteros tenían una preferencia distinta en cuanto a la dureza de la hoja, lo que sugiere que esta preferencia podría ser un carácter intrínseco de la especie relacionado con su historia evolutiva.

La mayoría de larvas construyeron casas diferentes a las casas que tenían inicialmente, utilizando un mayor número de piezas de hojas. Esto implica un mayor gasto energético para la larva (Moretti *et al.*, 2009) y podría deberse al estrés al cual estuvo expuesta la larva durante el experimento después de ser retirada de su casa. El ambiente en el que se encuentra la larva durante el experimento es más expuesto, lo que puede causar que esta construya una casa más protegida que la que hace en las condiciones naturales. Se puede afirmar que las larvas tienen flexibilidad a la hora de construir las casas, con respecto al número de hojas que incorporan. Además, se observó en la primera prueba que algunas larvas usaron piedras en la construcción de las casas, construyendo casas similares a las de otras familias de tricópteros como Glossosomatidae. Este comportamiento se ha observado anteriormente en *Phylloicus* (Norwood & Stewart, 2002) y en otras familias de tricópteros (Houghton & Stewart, 1998; Gupta & Stewart, 2000) como una reacción de emergencia ante una situación de estrés, y se ha propuesto que esta relacionado con la retención de la habilidad ancestral de construir una casa con sedimentos, común a los grupos que construyen casas portables (Gupta & Stewart, 2000; Norwood & Stewart, 2002).

En conclusión, la condición hidráulica no resultó ser un factor determinante en la morfología estudiada de las larvas de *Phylloicus* de la quebrada Corozal: la distribución de individuos en el gradiente de corriente es independiente del tamaño, las proporciones morfológicas no varían con la condición hidráulica y la proporción de individuos de diferentes morfotipos es la misma para las diferentes velocidades de corriente. Se observó, sin embargo, un patrón diferenciado de distribución de los morfotipos a lo largo de la quebrada que podría estar reflejando segregación de nicho espacial entre especies. Además, se encontró que las larvas tienen una preferencia por hojas más descompuestas para construir sus casas, lo que no coincide con observaciones en experimentos anteriores. Las hojas más descompuestas son más atractivas para otros organismos raspadores, pero son más suaves de cortar y deben representar un menor gasto energético. Se debe investigar más si factores como presencia de depredadores y otros organismos asociados a hojarasca pueden estar afectando esta preferencia de las larvas.

Agradecimientos

Se agradece a Monika Springer y Jeffrey Sibaja por la guía para el planteamiento de la investigación y a los compañeros del curso por las sugerencias metodológicas. Se agradece también a Mauricio Fernández por ayudar con el transporte y a Jairo Moya por la colaboración con la toma de datos.

Bibliografía

- Abràmoff M. D., Magalhães, P. J. & Ram, S. J. (2004). Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11(7), 36–42.
- Bastian, M., Boyero, L., Jackes, B. R., & Pearson, R. G. (2007). Leaf litter diversity and shredder preferences in an Australian tropical rain-forest stream. *Journal of Tropical Ecology*, 23(02), 219–229.
- Buffagni, A., Crosa, G., & Marchetti, R. (1995). Size-related shifts in the physical habitat of two mayfly species (Ephemeroptera). *Freshwater biology*, 34(2), 297–302.
- Carpenter, C. (1984). *Ecology of Helicopsyche borealis (Hagen) (Trichoptera: Helicopsychidae): Life history and microdistribution* (Tesis Doctoral). Oklahoma, EEUU: University of Oklahoma.
- Flint, O. S. Jr. & Angrisano, E. B. (1985) Studies of Neotropical caddisflies, XXXV: The immature stages of *Banyallarga argentinica* Flint (Trichoptera: Calamoceratidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 98, 687–697.
- Gaudes, A., Artigas, J., Romani, A. M., Sabater, S., & Muñoz, I. (2009). Contribution of microbial and invertebrate communities to leaf litter colonization in a Mediterranean stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 28(1), 34–43.
- Gupta, T. S., & Stewart, K. W. (2000). Life history and case building behavior of *Molanna tryphena* (Trichoptera: Molannidae) in two East Texas spring-fed streams. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(1), 65–74.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1–9.
- Heino, J. (2009). Species co-occurrence, nestedness and guild–environment relationships in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 54(9), 1947–1959.
- Houghton, D. C., & Stewart, K. W. (1998). Life history and case-building behavior of *Culoptila cantha* (Trichoptera: Glossosomatidae) in the Brazos River, Texas. *Annals of the Entomological Society of America*, 91(1), 59–70.
- Landeiro, V. L., Hamada, N., Godoy, B. S., & Melo, A. S. (2010). Effects of litter patch area on macroinvertebrate assemblage structure and leaf breakdown in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia*, 649(1), 355–363.
- Moretti, M. S., Loyola, R. D., Becker, B., & Callisto, M. (2009). Leaf abundance and phenolic concentrations codetermine the selection of case-building materials by *Phylloicus* sp. (Trichoptera, Calamoceratidae). *Hydrobiologia*, 630(1), 199–206.
- Norwood, J. C., & Stewart, K. W. (2002). Life history and case-building behavior of *Phylloicus ornatus* (Trichoptera: Calamoceratidae) in two spring-fed streams in Texas. *Annals of the Entomological Society of America*, 95(1), 44–56.
- Orlofske, J. M., Monk, W. A., & Baird, D. J. (2013). Ecohydraulics for River Management: Can Mesoscale Lotic Macroinvertebrate Data Inform Macroscale Ecosystem Assessment?. En I.

- Maddock, A. Harby, P. Kemp & P. Wood (Eds.). *Ecohydraulics: An Integrated Approach* (pp. 357–374). Chichester, Reino Unido: John Wiley & Sons.
- Osborne, L. L., & Herricks, E. E. (1987). Microhabitat characteristics of *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae) and the importance of body size. *Journal of the North American Benthological Society*, 6, 115–124.
- Otto, C. (2000). Cost and benefit from shield cases in caddis larvae. *Hydrobiologia*, 436, 35–40.
- Otto, C. & Svensson, B. S. (1980). The significance of case material selection for the survival of caddis larvae. *Journal of Animal Ecology*, 49, 855–865.
- Prather, A. L. (2003). *Revision of the neotropical caddisfly genus Phylloicus (Trichoptera: Calamoceratidae)*. Auckland, Nueva Zelanda: Magnolia Press.
- Rezende, R. D. S., Leite, G. F. M., De-Lima, A. K. S., Silva Filho, L. A. B. D., Chaves, C. V. C., Prette, A. C. H., ... & Gonçalves Júnior, J. F. (2015). Effects of density and predation risk on leaf litter processing by *Phylloicus* sp. *Austral Ecology*. doi: 10.1111/aec.12236
- Rincón, J. & Martínez, I. (2006). Food quality and feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 209–215.
- Rueda, P. A. (2013). The immature stages of *Phylloicus lituratus* (Trichoptera: Calamoceratidae) with new records of *Phylloicus* and *Banyallarga* species in northwestern Argentina and southern Bolivia. *Zootaxa*, 3669(3), 321–330.
- Sagnes, P., Merigoux, S., & Péru, N. (2008). Hydraulic habitat use with respect to body size of aquatic insect larvae: Case of six species from a French Mediterranean type stream. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 38(1), 23–33.
- Springer, M. (2010). Trichoptera. *Revista de Biología Tropical*, 58(4), 151–198.
- Statzner, B., & Holm, T. F. (1989). Morphological adaptation of shape to flow: microcurrents around lotic macroinvertebrates with known Reynolds numbers at quasi-natural flow conditions. *Oecologia*, 78(2), 145–157.
- Wallace, J. B. & Webster, J. R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology*, 41, 115–139.
- Webster, J. R., & Benfield, E. F. (1986). Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual review of ecology and systematics*, 567–594.
- Webster, D. A., & Webster, P. C. (1943). Influence of water current on case weight in larvae of the caddisfly, *Goera calcarata* Banks. *The Canadian entomologist*, 75(06), 105–108.
- Weissenberger, J., Spatz, H., Emanns, A., & Schwoerbel, J. (1991). Measurement of lift and drag forces in the m N range experienced by benthic arthropods at flow velocities below 1.2 ms⁻¹. *Freshwater Biology*, 25(1), 21–31.
- Williams, D. D., Tavares, A. F., & Bryant, E. (1987). Respiratory Device or Camouflage?: A Case for the Caddisfly. *Oikos*, 42–52.

CUADRO 1

Matriz de correlaciones de Spearman para medidas morfológicas de la larva y la casa del morfotipo “simple” de *Phylloicus* en la quebrada Colozal, Golfito, Costa Rica. Enero, 2015. Arriba de la diagonal las probabilidades y abajo el r de Spearman.

	largo casa	ancho casa	largo larva	ancho larva
largo casa		<0.001	<0.001	<0.001
ancho casa	0,88		<0.001	<0.001
largo larva	0,92	0,84		<0.001
ancho larva	0,90	0,86	0,92	

CUADRO 2

Matriz de correlaciones de Spearman para medidas morfológicas de la larva y la casa del morfotipo “múltiple” de *Phylloicus* en la quebrada Colozal, Golfito, Costa Rica. Enero 2015. Arriba de la diagonal las probabilidades y abajo el r de Spearman.

	largo casa	ancho casa	largo larva	ancho larva
largo casa		<0.001	<0.001	<0.001
ancho casa	0,68		<0.001	<0.001
largo larva	0,90	0,66		<0.001
ancho larva	0,88	0,69	0,94	

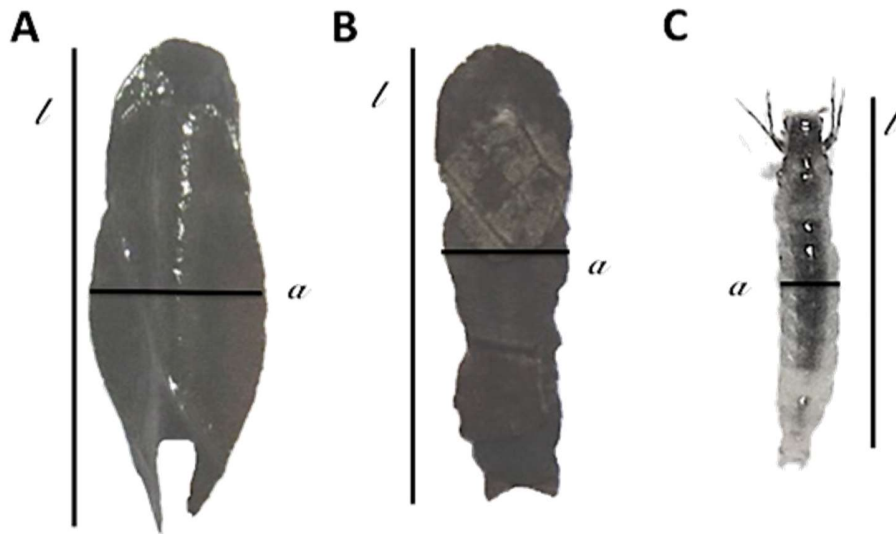


Figura 1. Medidas tomadas de ancho (a) y largo (l) para (A)casas “simples”, (B) casas “múltiples” y (C) la larva de *Phylloicus*.

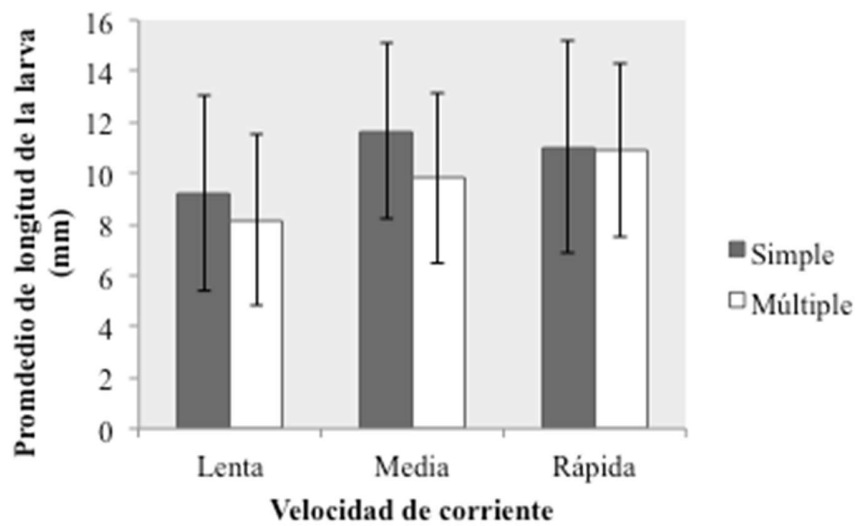


Figura 2. Promedio de longitud de la larva de *Phylloicus* (\pm DS) con respecto a la velocidad de corriente para los morfotipos de casa “simple” y “múltiple” en la quebrada Corozal, Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

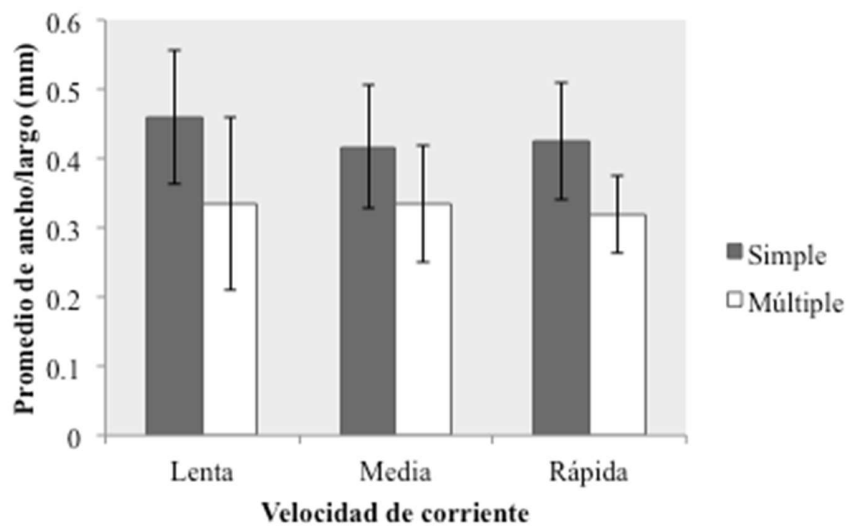


Figura 3. Promedio de la proporción ancho/largo (+DS) de la casa de la larva de *Phylloicus* con respecto a la velocidad de corriente para los morfotipos de casa “simple” y “múltiple” en la quebrada Corozal, Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

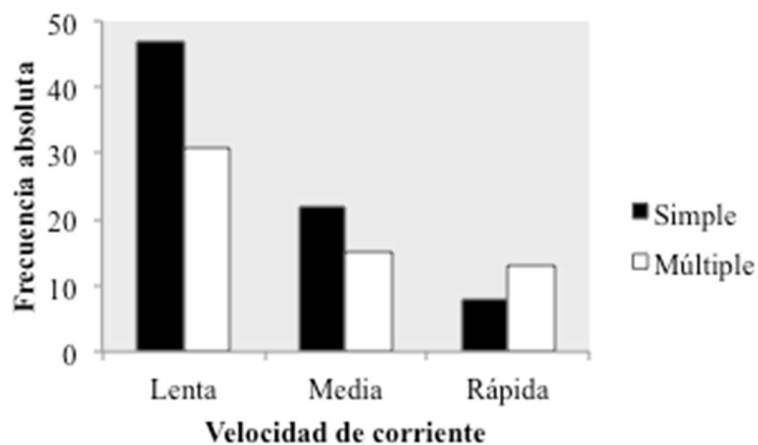


Figura 4. Abundancia de larvas de *Phylloicus* con respecto a la velocidad de corriente para los morfotipos de casa “simple” y “múltiple” en la quebrada Corozal, Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

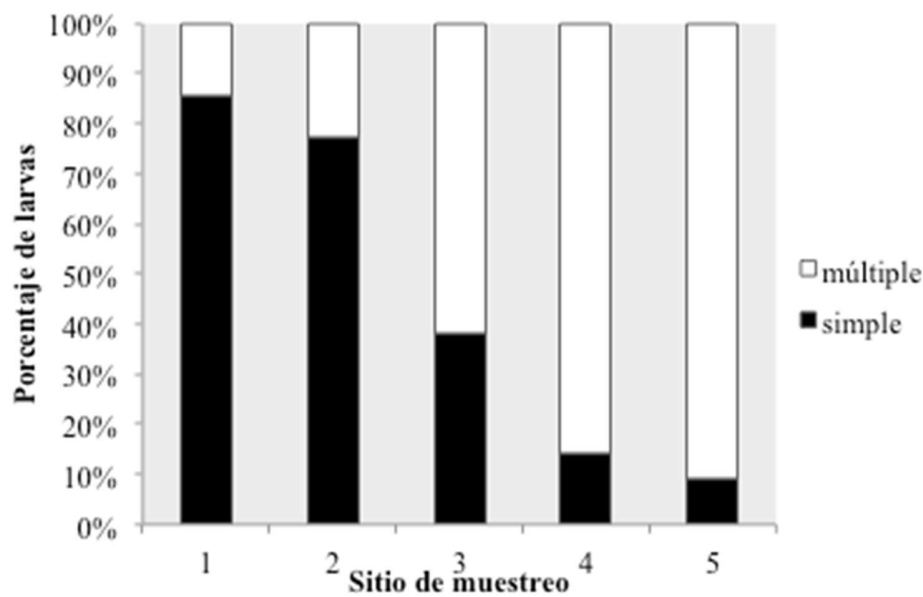


Figura 5. Porcentaje de larvas de *Phylloicus* de cada morfotipo (“simple” o “múltiple”) con respecto al sitio de muestreo, siendo 1 el sitio más abajo muestreado con respecto al curso de la corriente y 5 el más arriba, en la quebrada Corozal, Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

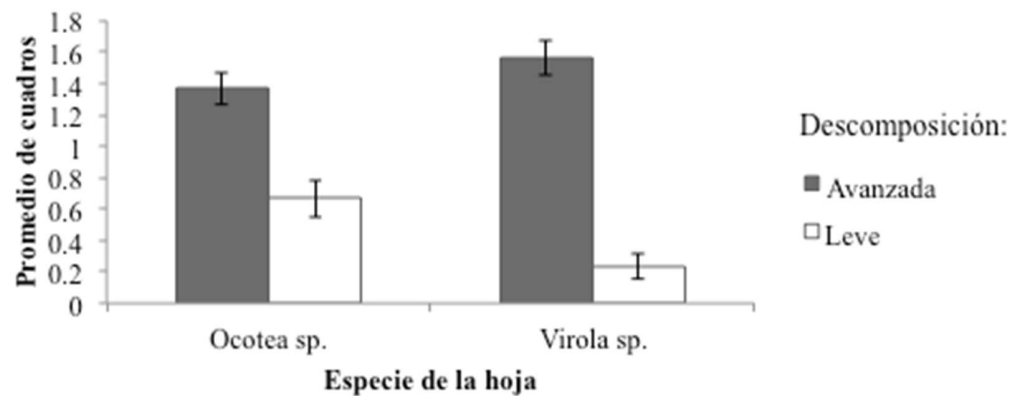


Figura 6. Promedio de cuadros de hojas usado por larva de *Phylloicus* en el experimento, según su estado de descomposición, para las hojas de cada especie de árbol.

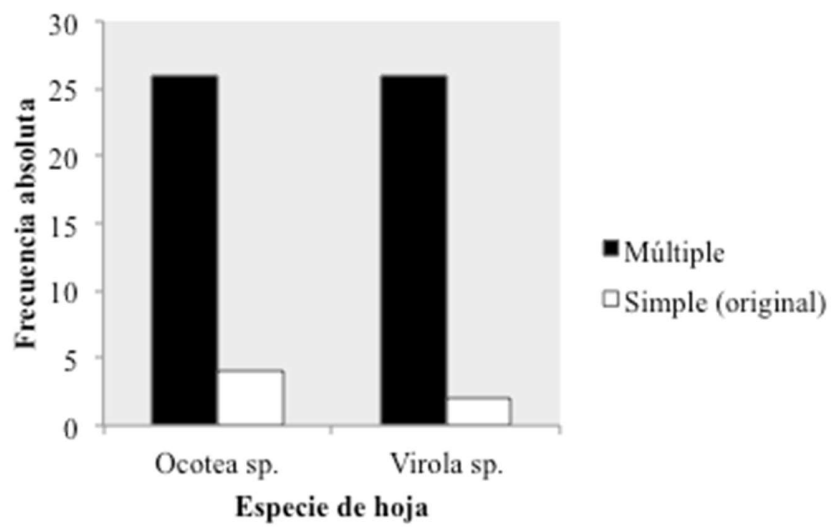


Figura 7. Número total de cada tipo de casa construida por las larvas de *Phylloicus* durante los experimentos con hojas de *Ocotea* sp. y *Virola* sp.

Diversidad y tamaño de ninfas de Ephemeroptera según el tipo de sustrato en quebrada Corozal, Golfito, Costa Rica*

Jairo Moya-Ramírez¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; giromoya@gmail.com

Resumen: La diversidad de macroinvertebrados acuáticos es muy utilizada como indicador de la calidad ambiental y del agua. Sin embargo, existen grandes vacíos en el conocimiento de su ecología. El presente trabajo estudia la relación entre el tipo de sustrato y la diversidad de ninfas de Ephemeroptera que lo habitan, en una quebrada de zona baja en Costa Rica. Se encontró que el ambiente tiene una baja riqueza taxonómica. El género más abundante fue *Caenis* (Caenidae). No se encontró relación entre el tipo de sustrato y el tamaño de las ninfas. Se considera que las características ambientales propias de las quebradas de zonas bajas pueden ser las responsables de la baja la riqueza y abundancia de efímeras que las habitan.

Palabras clave: macroinvertebrados, efímeras, cachipollas, bentos

Los ambientes acuáticos se caracterizan por tener una amplia variación en sus características fisicoquímicas (Cummins, 1974; Haberyan *et al.*, 2003). Debido a esto los organismos que habitan estos ambientes tienen una gran variedad de adaptaciones morfológicas (Hanson *et al.*, 2010), fisiológicas (Ericksen, 1963) y de comportamiento (Eastham, 1934) que les permiten vivir en estos ambientes. Entre las características que tienen mayor influencia en la diversidad de animales que habitan los ambientes acuáticos, están la concentración de oxígeno disuelto, la velocidad de la corriente y la composición del sustrato (Cummins & Lauff, 1969; Rabeni & Minshall, 1977; Bogut *et al.*, 2007). De estas características, la influencia del sustrato sobre la fauna que lo habita es de las menos entendidas.

Entre los organismos que habitan el bentos en las quebradas se encuentran las ninfas de Ephemeroptera (cachipollas o efímeras), los cuales son bastantes comunes en una gran variedad de hábitats y en algunos casos pueden alcanzar abundancias muy altas (González *et al.*, 2001; Rathinakumar *et al.*, 2014), lo que los hace tener una función muy importante en esos ecosistemas, debido a que son un componente importante de las redes tróficas y a que generan una fracción importante de la producción secundaria en muchos ambientes (Cummins, 1973; Huryñ & Wallace, 2000; González *et al.*, 2001). Este grupo es más diverso y abundante en elevaciones intermedias y aguas bien oxigenadas, se considera uno de los más sensible a la contaminación por lo que son muy utilizados para determinar la calidad del agua por medio de índices bióticos. A pesar de esto se han hecho pocos estudios para conocer mejor su ecología y sobre las especies de Costa Rica se conoce muy poco.

El presente trabajo tiene como objetivos determinar la relación existente entre el tipo de sustrato y la diversidad y tamaño de los efemerópteros presentes. Se espera una mayor riqueza y abundancia de efímeras en los sustratos gruesos por estar estos expuestos a corrientes fuertes que aumentan la disponibilidad de oxígeno. También, se espera una alta abundancia en el sustrato formado por hojarasca debido a que en este hay una alta disponibilidad de materia vegetal en descomposición para la alimentación de algunas especies. Se espera también que en los sustratos más finos sean más frecuentes los efemerópteros pequeños debido a que estos requerirán una menor concentración de O₂ disuelto.

Materiales y Métodos

* El estudiante responsable no concluyó la etapa de revisiones de este informe. Todos los errores y carencias que presente son responsabilidad de quien lo escribe.

Sitio de estudio: El trabajo se realizó en la quebrada Corozal, Golfito, Costa Rica (8°38'34" N, 83°11'30" W). La zona de vida corresponde a Bosque Tropical Húmedo (Lobo-Segura & Bolaños-Vives, 2005). El muestreo fue durante la época seca, el día 10 de enero del 2015.

Grupo de estudio: Las efímeras son insectos hemimetábolos. Pasan la mayor parte de su vida como ninfas en hábitats dulceacuícolas. Son más comunes y diversos en ambientes loticos, con agua rica en oxígeno y con poca cantidad de materia orgánica disuelta. En Costa Rica, se reproducen a lo largo de todo el año. La mayoría se alimentan de algas y detritus que raspan del sustrato, aunque algunas son filtradoras y otras depredadoras (Guzmán-Soto & Tamarís-Turizo, 2014). Son de respiración hidropnéustica, la cual realizan por medio de branquias ubicadas de manera externa en el abdomen. Las efímeras de las familias Caenidae y Leptohyphidae cuentan con branquias operculares, las cuales cubren y protegen las otras branquias de daños causados por la materia en suspensión. Otras especies presentan adaptaciones para la vida en sitios con corriente, como uñas para sujetarse al sustrato o cuerpos aplanados dorsoventralmente. En el mundo se han descrito unas 3000 especies de efímeras en 400 géneros de 42 familias, mientras que para Costa Rica se reportan 89 especies en 46 géneros de diez familias (Flowers & De la Rosa, 2010; Purdue University Entomology Research, 2015)

Métodos: Se seleccionó un sitio en la quebrada en el que hubiera presencia de sustratos formados principalmente por partículas finas (arena), de grosor medio (grava), gruesas (cantos rodados) y hojas muertas. Con una red “surber” con poro de 500 μm y 1200 cm^2 de área de muestreo, se movió el sustrato por 1 min hasta una profundidad máxima de 10 cm. Se dejó que el sustrato suspendido fuera arrastrado por la corriente hacia la red, en caso de que la corriente no fuera suficiente se creó una corriente con una mano, mientras con la otra se removía el sustrato. Se midió la profundidad del sustrato con una cinta métrica y la velocidad de la corriente se midió contando por triplicado el tiempo en que una naranja recorrió 1 m. Las muestras fueron preservadas en alcohol al 70%, luego tamizadas con una malla de 500 μm . Las efímeras fueron cuantificadas e identificadas hasta género usando las claves de Flowers & De la Rosa (2010). Luego, fueron fotografiadas en un estereoscopio usando una cámara Nikon E4500 y una escala graduada en centésimas de milímetro. Las fotografías fueron utilizadas para medir la longitud de los individuos encontrados en Image J 1.48v (Schneider *et al.*, 2012). Los tamaños de las ninfas no pudieron ser medidos para el sustrato grueso debido al deterioro en los especímenes.

Análisis estadístico: Para determinar la similitud entre los sustratos (sitios) se realizó un análisis de conglomerados con el índice de similitud Bray-Curtis, usando el método de unión UPGMA, se estimó la estabilidad de los conglomerados por medio de “Bootstrapping” con 10000 repeticiones en Past 3.10 (Hammer, 2001). Para evaluar la relación entre el tamaño de las ninfas y el sustrato en el que se encuentran se categorizaron los tamaños como grande, cuando este fue mayor a la mediana y pequeño, cuando el tamaño de la efímera era menor a la mediana. El cálculo de la mediana se hizo con todos los datos, sin dividirlos por sitio ni por género. Una vez categorizado el tamaño se realizó una prueba exacta de Fisher.

Resultados

En total se encontraron 106 individuos de tres familias y seis géneros (Cuadro 1). La muestra que presentó una mayor riqueza de géneros fue la de sustrato con hojas con un total de cuatro géneros. El género *Caenis* (Caenidae) fue el más abundante y el único encontrado en todos los sustratos. Se encontró que los sustratos con mayor similitud de diversidad fueron los formados por materiales inorgánicos, mientras que el sustrato de hojas en descomposición fue el que presentó una menor similitud de diversidad con los demás sustratos (Figura 1).

El tamaño de las ninfas medidas estuvo entre 1.13 mm hasta 4.43 mm, con una mediana de 2.43 mm y no se encontró que hubiera relación entre el sustrato y el tamaño de los individuos encontrados ($p=0.12$; Figura 2).

Discusión

La cantidad de géneros y su abundancia fue baja para el esfuerzo de muestreo realizado. Esta es una situación que se repite en otros ambientes de zonas bajas, utilizando diferentes métodos de muestreo (Ramírez *et al.*, 1998; Castillo *et al.*, 2006; Stein *et al.*, 2008). Sin embargo, la mayor parte de los estudios realizados en zonas bajas son en ríos muy alterados por diversas actividades humanas, lo que probablemente disminuye la riqueza y abundancia de los macroinvertebrados en estos ambientes. El género más común encontrado: *Caenis*, se caracteriza por ser efímeras de tamaño pequeño, con branquias operculadas que protegen a las demás branquias de sufrir daño por las partículas sólidas suspendidas en el agua. Además, las especies de *Caenis* tienen la capacidad de mover sincrónicamente las branquias, lo que les permite crear corrientes de agua que pasan de un lado a otro de su cuerpo por entre las branquias (Eastham 1934, 1936). Estas características lo facultan a vivir en ambientes con aguas cálidas, poco oxigenadas, con poca corriente (Rodgers, 1982; Corkum 1989, Rathinakumar *et al.*, 2014), como las de este río y otros ríos de zonas bajas. De manera similar, las ninfas de la familia Leptohyphidae también tienen branquias operculares, lo que puede contribuir a que el género *Epiphraides* sea el segundo más abundante.

La poca similitud observada en la diversidad del sustrato formado por hojas de la de los demás sustratos se debe a la alta abundancia que se encontró en este con respecto a los demás sustratos, donde solo pocos individuos fueron encontrados. Otros estudios muestran que los sustratos formados por hojarasca, junto con los sustratos en rápidos suelen presentar la mayor riqueza y abundancia de insectos bentónicos (Rabeni & Minshall, 1977; Ramírez *et al.*, 1998), debido a que la alta cantidad de biomasa acumulada en las hojas permite una mayor producción secundaria (González *et al.*, 2001). La razón por la cual se observó una baja diversidad de efemerópteros en el sustrato grueso puede ser que al ser un río de zona baja, con poca velocidad de corriente, no se alcance la concentración de oxígeno necesaria para que habiten ninfas de Ephemeroptera propias de ambientes bien oxigenados. Otra posible explicación a la baja diversidad observada en el sustrato grueso es que el río presente muchas partículas en suspensión, lo cual puede estar sucediendo debido a que es un río muy utilizado por las personas de las comunidades cercanas para bañarse en varias de sus pozas. Durante el muestreo se observó que mientras habían bañistas en el río el color del agua cambiaba debido a las partículas que se suspendían en esta.

La falta de relación entre el tamaño de las ninfas y el tipo de sustrato no corresponde con lo encontrado en el estudio de Principe (2008), donde los macroinvertebrados de mayor tamaño se encuentran en los ambientes con corriente. Esta falta de relación puede deberse a que no existía suficiente diferencia entre los tres sustratos donde se evaluó el tamaño de las ninfas. Tal vez si se incluyen las ninfas de los sustratos gruesos en el análisis se observe alguna relación entre el sustrato y el tamaño de las ninfas.

A partir de los datos obtenidos se concluye que la quebrada Corozal tiene una diversidad de efímeras baja, donde el género *Caenis* es el más abundante y se encuentra principalmente en sustratos formados por hojarasca. También se concluye que no existe una relación entre el tamaño de las ninfas de Ephemeroptera y el sustrato en el que viven, al menos en los sustratos estudiados. Se recomienda para estudios futuros incluir sustratos con partículas más gruesas y aumentar el esfuerzo de muestreo para tener una mejor representación de la diversidad del sitio.

Agradecimientos

Agradezco a la Universidad de Costa Rica (UCR) que brindó apoyo logístico y las instalaciones de la Sede de Golfito durante la realización de este trabajo, a los coordinadores del curso Biología de Campo de la UCR: Federico Bolaños-Vives, Jeffrey Sibaja-Cordero y Mauricio Fernández que apoyaron con valiosos comentarios y sugerencias. A Monika Springer y Gilbert Barrantes por el préstamo de equipo para la realización de este proyecto y a Irene Calderón que colaboró con el muestreo.

Bibliografía

- Castillo, L.E., Martinez, E., Ruepert, C., Savage, C., Gileck, M., Pinnock, M. & Solís, E. (2006). Water quality and macroinvertebrate community response following pesticide applications in a banana plantation, Limon, Costa Rica. *Science of the Total Environment*, 367: 418-432.
- Corkum, L.D- (1989). Habitat characterization of the morphologically similar mayfly larvae *Caenis* and *Tricorythodes* (Ephemeroptera). *Hydrobiologia*, 179: 103-109.
- Cummins, K.W. (1973). Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 18: 183-206.
- Cummins, K.W. (1974). Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, 24: 631-641.
- Cummins, K.W. & Lauff, G.H. (1969). The influence of substrate particle size on the microdistribution of stream macrobenthos. *Hydrobiologia*, 34: 145-181.
- Eastham, L.E.S. (1934). Metachronal rhythms and gill movements of the nymph of *Caenis horaria* (Ephemeroptera) in relation to water flow. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. containing papers of a Biological Character*, 115: 30-48.
- Eastham, L.E.S. (1936). The sensillae and related structures on the gills of nymphs of the genus *Caenis* (Ephemeroptera). *Rev.*: -.
- Flowers, R. W. & De la Rosa, C. (2010). Ephemeroptera. En: M. Springer, A. Ramírez & P. Hanson (Eds.). *Revista de Biología Tropical*, 58 (Suppl. 4): 3-37.
- González, J.M., Basaguren, A., Pozo, J. (2001). Life history and production of *Caenis luctosa* (Burmeister) (Ephemeroptera, Caenidae) in two nearby reaches along a small stream. *Hydrobiologia*, 452: 209-215.
- Guzmán-Soto, C.J. & Tamarís-Turizo, C.E. (2014). Hábitos alimentarios de individuos inmaduros de Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera en la parte media de un río tropical de montaña. *Revista de Biología Tropical*, 62 (Suppl. 2): 169-178.
- Haberyan, K.A., Horn, S.P. & Umaña, G.V. (2003). Basic limnology of fifty-one lakes in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 51: 107-122.
- 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.
- Hanson, P., Springer, M. & Ramirez A. (2010). Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical*, 58 (Suppl. 4): 3-37.
- Hurn, A.D. & Wallace, J.B. (2000). Life history and productions of stream insects. *annual Review of Entomology*, 45: 83-110.
- Lobo-Segura, J. & Bolaños-Vives, F. (Eds.) (2005). *Historia Natural de Golfito*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Principe, R.E. (2008). Taxonomic and size structures of aquatic macroinvertebrate assemblages in different habitats of tropical streams, Costa Rica. *Zoological Studies*, 47: 525-534.
- Purdue University Entomology Research. (2015). Species list - Central America. Recuperado el 17 de junio del 2015 de Mayfly Centra <http://www.entm.purdue.edu/mayfly/ca-species-list.php>
- Rabeni, C.F & Minshall, G.W. (1977). Factors affecting microdistribution of stream benthic insects. *Oikos*, 29:33-43.
- Ramirez, A., Paaby, P., Pringle, C.M. & G. Agüero. (1998). Effect of habitat type on benthic ,acroinvertebrate in two lowland tropical streams, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 46 (suppl. 6): 201-213.

- Rathinakumar, T., Balasubramanian, C. & Kubendran, T. (2014). Species composition, diversity of mayflies (Insecta: Ephemeroptera) and their relationship with the environmental variables I hill streams of Tamiraparani river basin, Tamil Nadu. *Acta Biologica Indica* 3: 712-725.
- Rodgers, E.B. (1982). Production of *Caenis* in elevated water temperatures. *Freshwater Invertebrate Biology*, 1: 2-16.
- Schneider, C.A., Rasband, W. S. & Eliceiri, K.W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9: 671-675.
- Stein, H., Springer, M. & Kohlmann, B. (2008). Comparison of two sampling methods for biomonitoring using aquatic macroinvertebrates in the Dos Novillos river, Costa Rica.

CUADRO 1

Abundancia absoluta de los taxones de Ephemeroptera encontrados en la quebrada Corozal, Golfito.

Familia	Género	Sustrato				Total
		Fino	Medio	Grueso	Hojas	
Caenidae	<i>Caenis</i>	1	2	1	89	92
Leptohyphidae	<i>Cabecar</i>	0	0	0	1	1
	<i>Epiphrales</i>	0	0	0	11	12
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	0	0	3	0	3
	<i>Traverella</i>	0	0	1	0	1
	<i>Ulmeritoides</i>	0	0	0	2	2
Total		1	2	6	103	112

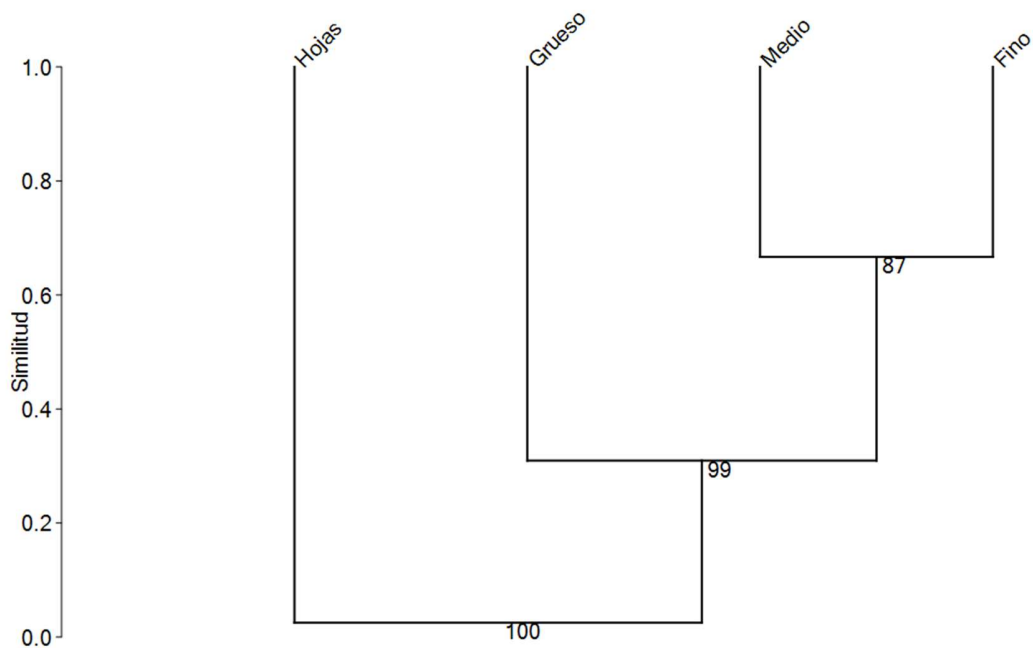


Figura 1. Análisis de conglomerados donde se observa que los sustratos medio y fino fueron los similares en diversidad de Ephemeroptera, mientras que el sustrato formado por hojas queda separado de los demás.

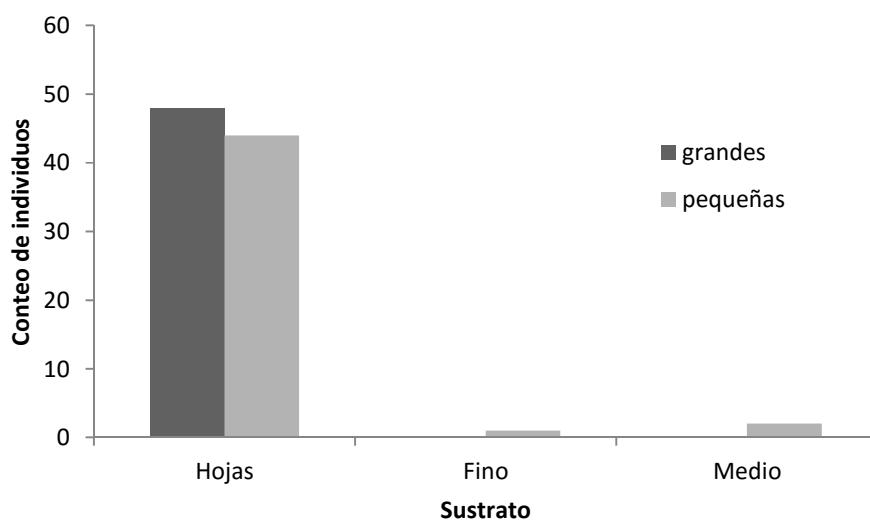


Figura 2. Frecuencia absoluta de los dos tamaños de ninfas de Ephemeroptera encontradas en la quebrada Corozal, Golfito.

Alometría de la quela mayor y apareamiento selectivo por tamaño en el camarón pistolero *Alpheus colombiensis* (Caridea: Alpheidae)

Juan Carlos Azofeifa-Solano¹

¹Maestría en Biología, Escuela de Biología, Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica; eazofeifa2@gmail.com

Resumen: los sistemas de apareamiento en crustáceos han sido bien estudiados, no obstante, en el diverso género de camarones tropicales y subtropicales *Alpheus*, no ha sido así. Las especies de este género comúnmente habitan refugios, son territoriales y forman parejas monógamas. Se recolectaron 98 especímenes de *A. colombiensis* en el manglar de Llano Bonito, Golfito, Costa Rica, a estos se les determinó el sexo y se midió el largo del cuerpo y de la quela mayor. La mayoría de las hembras estaban solitarias, mientras que los machos estaban emparejados. Además, en promedio los machos presentaron la quela mayor más grande que las hembras, por lo que es probable que la quela mayor en machos esté bajo selección sexual. El tamaño de machos y hembras emparejados estaba correlacionado, sugiriendo que en la formación de parejas hay selección por tamaño. Se sugiere que existe cierto grado de infidelidad en machos *A. colombiensis*, pero más estudios son necesarios para probarlo.

Palabras clave: sistemas de apareamiento, biología reproductiva, monogamia, dimorfismo sexual, trópico.

Los sistemas de apareamiento de crustáceos han sido bien estudiados, aunque con mucho menos atención que en insectos o vertebrados (Bauer, 1986). Correa & Thiel (2003), mencionan que los camarones carideos son un grupo ideal para estudiar sistemas de apareamiento, ya que son especies comunes en diversos ambientes acuáticos, y presentan características reproductivas muy diversas que no han sido estudiadas en detalle (Bauer, 2000). Bauer (2004), clasifica los sistemas de apareamiento de los camarones carideos en tres grupos generales: 1) búsqueda pura, 2) cuidado de la hembra, y 3) monogamia. La monogamia se refiere a la formación de parejas a largo plazo, sin embargo, rara vez se conoce el grado exacto de fidelidad (Correa & Thiel, 2003).

Los camarones alfeidos (camarones pistoleros) son especies bentónicas y habitan en madrigueras, fuera de las cuales la mortalidad por depredación es alta (Knowlton & Keller, 1982). Por lo general, se encuentran viviendo en parejas y se ha observado que el macho puede acompañar a la hembra durante más de un ciclo reproductivo (Salmon, 1983). Estos se caracterizan por presentar una de las quelas del primer par de pereíopodos agrandada (quela mayor), ya que se utiliza en interacciones agresivas (Nolan & Salmon, 1970).

En varios grupos de camarones existe dimorfismo sexual entre el tamaño del macho y de la hembra. Estas diferencias se han explicado utilizando el modelo “Ventaja por la Talla” (Ghiselin, 1969; Warner, 1975). La presencia de hembras más grandes que los machos es común en camarones. En varias especies de camarones, incluyendo alfeidos, se ha descrito que el número de huevos por puesta aumenta con el tamaño de la hembra (Knowlton, 1980; Anger & Moreira, 1998). Por otro lado, un macho pequeño puede producir suficiente esperma para copular con hembras más grandes (Correa & Thiel, 2003). Sin embargo, en especies donde es necesario proteger a las hembras y competir físicamente con otros machos, es común que los machos sean más grandes que las hembras (Bauer, 2004). En camarones pistoleros se ha observado que los tamaños de los camarones de la pareja se encuentran correlacionados (Knowlton, 1980; Boltaña & Thiel, 2001). A pesar de que un macho pequeño puede copular con una hembra grande, la asociación por tamaño podría indicar que en este grupo (descrito como monógamo), existe competencia por las hembras más grandes, creando la necesidad de protegerlas de otros machos y de defender las madrigueras de depredadores o machos intrusos (Correa & Thiel, 2003).

En las especies de camarones que presentan un sistema de apareamiento del tipo búsqueda pura o cuidado de la hembra, es común el dimorfismo sexual (Bauer, 2004), sin embargo, en las especies monógamas no se espera encontrar dimorfismo sexual conspicuo en caracteres sexuales secundarios (Correa & Thiel, 2003; Bauer, 2004). No obstante, en *Alpheus heterochaelis* Say, 1819 (Hughes, 1996), *Alpheus armatus* Rathbun, 1901 (Knowlton, 1980) y *Alpheus angulosus* McClure, 2002 (Mathews, 2002a; 2002b), se ha reportado dimorfismo sexual de la quela mayor. Se sabe que los machos son estrictamente fieles en *A. armatus* (Knowlton 1980) y *A. angulosus* (Mathews 2002a); según Anderson (1994), esto favorece que se de selección sexual sobre caracteres sexuales secundarios (Anderson 1994).

A pesar de ser el segundo género más diverso de camarones carideos con 286 especies tropicales y subtropicales (De Grave & Fransen 2011), solamente se ha estudiado el sistema de apareamiento de ocho camarones *Alpheus* (Correa & Thiel, 2003). Este trabajo pretende determinar si existe apareamiento selectivo por tamaño y dimorfismo sexual en el tamaño de la quela mayor en *Alpheus colombiensis* Wicksten, 1988, en un manglar de Costa Rica. Se espera que *A. colombiensis* tenga una proporción sexual 1:1 como en otros sistemas monogámicos (Correa & Thiel, 2003); y que esta especie presente dimorfismo sexual en el tamaño de la quela mayor como otras especies de este género (Knowlton 1980, Mathews 2002a), ya que esta estructura es usada en las interacciones agresivas y podría representar una ventaja reproductiva para los machos. Además, se va a analizar la relación cuerpo-quela menor, en la que se espera no haya dimorfismo sexual de este carácter, al no ser relevante en las interacciones agresivas. Es posible que las parejas de *A. colombiensis* tengan tamaños correlacionados como en *A. armatus* (Knowlton, 1980), ya que tanto hembras como machos de mayor tamaño podrían representar una mayor ventaja reproductiva para su pareja.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio: el presente estudio se realizó en tres sitios en la zona intermareal adyacente al manglar Llano Bonito, Golfito, Puntarenas (Figura 1). La zona tiene influencia del río Cañaza y las Quebradas Corozal y Naranjal, y está dentro de la bahía de Golfito, por lo que se encuentra sujeto a condiciones estuarinas (Silva & Acuña-González 2006), además, está rodeado de asentamientos urbanos. El sitio es una planicie lodosa que bordea la línea de manglar, con algunas zonas que presentan cantos rodados.

Metodología: el trabajo se realizó durante enero de 2015. En cada sitio se voltearon cantos rodados para recolectar los especímenes de *A. colombiensis*. Cada vez que se volteó una roca se pasó rápidamente un tamiz a través del sedimento y el agua acumulada en el hoyo producido, con el fin de evitar que se escaparan los camarones. Ahí, se separaron los especímenes de *A. colombiensis* y se recolectaron en frascos plásticos. Las muestras se guardaron a 0°C y luego se preservaron en alcohol al 70%.

A cada espécimen se le midió el largo total (distancia desde la parte medio-dorsal de la cuenca ocular hasta el extremo distal del telson), el largo de la quela mayor y menor del primer par de pereópodos (distancia desde la parte proximal del propodo hasta el extremo distal del dedo fijo del propodo) utilizando un calibrador tipo vernier (± 0.01 mm). El sexo de los camarones se determinó en base a la presencia de un apéndice masculino en el segundo par de pleópodos, la presencia de huevos en los pleópodos y la presencia de ovarios desarrollados. Cuando estaba presente el apéndice masculino se determinó como macho. En ausencia de apéndice masculino, presencia de huevos y ovarios desarrollados visibles, se determinó como hembra. En ausencia de las tres características el espécimen se clasificó como juvenil. Además, se anotó si se encontraba viviendo solitario o en pareja (un único camarón bajo el canto o dos camarones de ambos sexos bajo el canto rodado, respectivamente).

Análisis estadístico: para determinar la proporción de sexos se usó una prueba de chi-cuadrado (χ^2) de bondad de ajuste (Wilson & Hardy 2002), tomando en cuenta únicamente individuos adultos (en pareja y solitarios). Con otro chi cuadrado, se estimó si había mayor cantidad de individuos solitarios de alguno de los sexos. Además, se utilizó una regresión logística para estimar la primera talla de madurez

sexual, definido como la talla a la que el 50% de las hembras están maduras (Clarke, Espinoza & Wehrtmann 2014), según la longitud de caparazón de las hembras de *A. colombiensis*, basándose en la presencia de ovario desarrollado y huevos bajo el abdomen.

Para determinar si hay diferencias alométricas en la quela mayor entre machos y hembras, se comparó las pendientes de la relación cuerpo-quela mayor, y el promedio del tamaño de la quela mayor con un análisis de covarianza (ANCOVA); para ello, los datos se transformaron utilizando logaritmo natural para cumplir los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad (Hammer *et al.* 2001). Este análisis también, se realizó para la relación cuerpo-quela menor entre machos y hembras y para comparar la relación cuerpo-quela mayor entre machos que se encontraron en pareja y solitarios. Para estimar si existe correlación entre el tamaño de machos y hembras que se encontraron emparejados se realizó una correlación utilizando el coeficiente de rango de orden de Spearman.

Se estimó la densidad de refugios disponibles (cantos rodados) en cada uno de los tres sitios visitados en el manglar de Llano Bonito, utilizando el método del vecino más cercano (Krebs 1999) y se multiplicó por 100 para obtener una densidad de refugios/100 m². Los sitios comprendían áreas de 1) 2990 m², 2) 838 m² y 2) 669 m². Se comparó la magnitud del índice de correlación de la relación de la longitud total de hembras y machos entre la densidad de refugios estimada de cada sitio. Los análisis se realizaron utilizando PAST 3.06 (Hammer *et al.* 2001).

Resultados

En total se analizaron 98 especímenes de *A. colombiensis*, de los cuáles 45 fueron hembras, 29 machos y 24 juveniles. De estos se encontraron 62 camarones solitarios y 36 camarones viviendo en pareja (18 parejas) (Figura 2). De las 27 hembras solitarias, nueve se encontraron ovígeras. No se encontró ningún camarón juvenil viviendo en pareja. No se observaron camarones del mismo sexo viviendo bajo el mismo canto, ni cantos con más de una pareja de ambos sexos. Sin embargo, si se observaron especímenes conviviendo con otra especie de menor tamaño del género *Alpheus*.

Tomando en cuenta solo los especímenes adultos, se encontró que la proporción sexual no difiere de 1:1 ($X^2=3.46$; g.l.= 1; $p=0.062$). Sin embargo, tomando en cuenta solamente los adultos solitarios, la proporción está sesgada hacia una mayor cantidad de hembras ($X^2=6.74$; g.l.= 1; $p=0.009$). La regresión logística mostró que la longitud total influyó el estado de madurez en que se encontraron las hembras ($G=8.48$; $p=0.004$). Para la regresión logística se estimó una razón de momios de 1.79 (Odds-ratio) (IC: 1.08-2.98), que al ser mayor que 1, indica que conforme se aumenta una unidad en la talla, hay 1.79 de probabilidad que la hembra esté madura, sobre la probabilidad que a esa misma talla no esté madura. Así, se estimó que las hembras alcanzan la primera talla de madurez sexual a ~13.30 mm de longitud de caparazón (Figura 3). Sin embargo, el 60% de las hembras mayores a esta talla se encontraron solitarias.

El promedio del tamaño de la quela mayor es distinto en machos y hembras de *A. colombiensis*, en el manglar de Llano Bonito ($F=19.20$; g.l.=1; $p<0.001$), por lo que los machos tienden a tener la quela mayor más grande que la hembra en relación al cuerpo (Figura 4). Sin embargo, la pendiente del tamaño del cuerpo y la quela mayor fue similar entre machos y hembras, teniendo la misma relación alométrica ($F=1.04$; $p=0.311$). Por otro lado, las pendientes de esta relación (1.1465 ♂; 1.1045 ♀) indican que el tamaño de la quela mayor respecto al cuerpo aumentó con el tamaño del cuerpo en ambos sexos (Figura 4). Respecto a la quela menor, no se encontraron diferencias en el tamaño promedio ($F<0.001$; g.l.=1; $p<0.978$), ni entre pendientes ($F=2.32$; $p=0.133$) (Figura 5).

El tamaño promedio de la quela mayor en relación al cuerpo fue similar para machos solitarios y emparejados ($F=3.349$; g.l.=1; $p=0.079$). No se observaron diferencias en las pendientes de ambos grupos ($F=0.08$; $p=0.783$) (Figura 6). Además, las pendientes de ambos, machos solitarios (1.128) y emparejados (1.145), indican que la quela mayor fue más grande en relación al cuerpo conforme aumentó la talla (Figura 6).

Los resultados sugieren que se da un apareamiento selectivo por tamaño en *A. colombiensis*, donde cada pareja muestra una talla similar ($r_s=0.95$; $p<0.001$; $n=18$) (Figura 7). De las 18 hembras en pareja, solamente tres no estaban ovígeras. Al comparar los índices de correlación de tallas de machos y hembras en pareja según la disponibilidad de refugios esta correlación no aumenta o decrece (Cuadro 1).

Discusión

La mayoría de estudios sobre camarones *Alpheus* mencionan que es común encontrar especímenes viviendo en pareja. Knowlton (1980), encontró en *A. heterochaelis* que la mayoría de machos estaban en parejas. Por otro lado, en ese estudio, aunque la mayoría de hembras se encontraron principalmente en parejas, los porcentajes de hembras solitarias en algunos casos se asemejaron al de hembras emparejadas (Knowlton, 1980). En el presente estudio, la mayoría de machos de *A. colombiensis* también se encontraron viviendo emparejados. No obstante, 60% de las hembras sobre la talla de madurez se encontraban solitarias, y nueve hembras solitarias estaban ovígeras. Además, había más hembras que machos disponibles (Figura 2). La disponibilidad de hembras solitarias sugiere que los machos podrían desplazarse entre refugios para tener acceso a esas hembras disponibles. Por otro lado, las hembras ovígeras solitarias en algún momento interactuaron con un macho, sin embargo, en el momento del estudio no se encontraron en el mismo refugio, esto podría indicar que el macho se desplazó a otro refugio (Knowlton, 1980; Mathews, 2002a).

A pesar de que se ha citado la monogamia como el sistema de apareamiento más común entre los alfeidos, casi siempre esta hipótesis se basa en suposiciones y pocas observaciones de campo. No obstante, se ha encontrado que los machos de *A. heterochaelis* (Knowlton, 1980) y *A. angulosus* (Mathews, 2002a) pueden salir en busca de hembras receptivas cuando las condiciones ambientales lo permiten, por ejemplo, cuando la proporción sexual está sesgada hacia las hembras (más de una hembra por macho) y cuando la mortalidad fuera del refugio no es tan alta (e.g. poca depredación). La disponibilidad de hembras maduras solitarias, la presencia de hembras ovígeras solitarias y el dimorfismo sexual que se observó en *A. colombiensis* apuntan a que los machos de esta especie podrían desplazarse entre refugios. Entonces surge la interrogante: ¿Son los machos de *A. colombiensis* realmente fieles? Sin embargo, se requiere hacer otro tipo de experimentos para comprobar la fidelidad de los machos de este camarón.

De las pocas especies de alfeidos estudiados, se ha analizado la relación alométrica del tamaño del cuerpo y la quela mayor en cinco especies (Correa & Thiel, 2003). En tres especies no se han encontrado diferencias en el tamaño de la quela respecto al cuerpo entre machos y hembras: *Alpheopsis chilensis* Coutière, 1897 (Boltaña & Thiel, 2001), *Alpheus inca* Wicksten & Méndez G., 1981 (Boltaña & Thiel, 2001) y *Alpheus normanni* Kingsley, 1878 (Nolan & Salmon 1970, Bauer, 1989). Sin embargo, en dos especies si se encontraron diferencias: *A. angulosus* (Mathews 2002a; 2002b) y *A. armatus* (Knowlton, 1980). En *A. colombiensis* tampoco se detectaron diferencias en cuanto a la relación alométrica del cuerpo y la quela mayor. No obstante, se encontró que los machos presentaban en promedio una quela mayor ligeramente más grande que las hembras, teniendo la misma talla. Esto indica que posiblemente el tamaño de la quela mayor tiene implicaciones en el éxito reproductivo de los machos de esta especie. Se ha mencionado que cuando en especies monógamas se detecta dimorfismo sexual, es un indicador de que ese carácter ha estado bajo selección sexual (Anderson, 1994), y que por lo tanto, a pesar de que la especie se pueda considerar monógama, existe cierto grado de infidelidad. Por otro lado, la quela menor no mostró dimorfismo sexual, es probable que se deba a que no cumple un papel tan importante como la quela mayor durante interacciones agresivas.

Al ser la quela mayor de los machos un carácter que posiblemente está bajo selección sexual, se espera que los machos que tengan ese carácter menos “atractivo” para las hembras (en este caso quelas de menor tamaño), tengan menos posibilidades de establecerse en una pareja. Al comparar la relación cuerpo-quela mayor y el promedio de tamaño de la quela mayor entre machos emparejados y machos solitarios no se encontró diferencias. Esto podría estar sujeto a ciertas condiciones que podrían evitar encontrar diferencias entre machos emparejados y solitarios: 1) los camarones pistoleros pueden perder la quela

mayor durante una pelea con un conespecífico (Schein, 1977; Knowlton & Keller, 1982), y por lo tanto es posible que algunos camarones tuvieran quelas desarrollándose luego de haber perdido la extremidad; 2) existe la posibilidad de que algunos machos estuvieran buscando hembras receptivas durante el momento del muestreo.

Las parejas en *A. colombiensis* se encontraron asociadas selectivamente por tamaño, un fenómeno que ha sido reportado varias veces en este género (Knowlton, 1980; Hughes, 1996; Boltaña & Thiel, 2001; Rahman *et al.* 2002; 2004). En los *A. colombiensis* del manglar de Llano Bonito, las tallas de machos y hembras emparejados estaban correlacionados. Rahman *et al.* (2002) propone que la formación de parejas estables durante más de un ciclo reproductivo, el aumento de la fertilidad según el tamaño en hembras de camarones y una posible ventaja de machos con quela mayor grande están relacionadas con el patrón de correlación observado en el género *Alpheus*. Los machos que están con una hembra receptiva deben de tener la capacidad de defenderla ante machos invasores, y defender el refugio que comparten, sin el cual estarían expuestos a ser depredados.

Las condiciones ambientales pueden también afectar estos sistemas de apareamiento. Knowlton (1980), encontró asociación por tamaño en parejas de *A. heterochaelis* en un sitio con alta disponibilidad de refugios y poca depredación, mientras que en otro sitio con poca disponibilidad de refugios y alta depredación no encontró asociación por tamaño. Sin embargo, los resultados no apoyan la hipótesis de disponibilidad de refugios, ya que en el caso de *A. colombiensis* del manglar de Llano Bonito no se encontró una relación de la asociación por tamaño con la disponibilidad de refugios. En el presente trabajo no se midió la depredación, otro de los factores que menciona Knowlton (1980) que puede afectar la movilidad de los machos y que podría estar teniendo un efecto sobre la movilidad de los machos de *A. colombiensis* en el manglar de Llano Bonito.

En conclusión, la población de *A. colombiensis* que habita el manglar de Llano Bonito presentó una proporción sexual sesgada ligeramente hacia las hembras (más hembras que machos disponibles), favoreciendo aparentemente que exista cierto grado de infidelidad de los machos. El que los machos presenten quelas mayores más grandes que las hembras sugiere que esta estructura está bajo selección sexual, lo que a su vez apoya la hipótesis de que existe infidelidad en esta especie. Por otro lado, la correlación en las tallas de machos y hembras que se encuentran en parejas, indica que las hembras se asocian con machos que tengan la capacidad de defenderlas de otros machos y a su madriguera. A su vez, los machos buscan hembras que potencialmente puedan producir un mayor número de huevos.

Agradecimientos

Se le agradece a Jeffrey Sibaja y a Mauricio Fernández por su apoyo durante la elaboración de la metodología y el análisis de datos. Se agradecen los valiosos comentarios de Gilbert Barrantes y William Eberhard. Este proyecto se realizó gracias a los organizadores del Curso Biología de Campo 2015 de la Escuela de Biología y del Recinto en Golfito de la Universidad de Costa Rica.

Bibliografía

- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Nueva Jersey, EUA: Princeton University Press.
- Anger, K. & Moreira, G. S. (1998). Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps. *Journal of Crustacean Biology*, 18(4), 823–838.
- Bauer, R. T. (1986). A test of hypotheses on male mating systems and female molting in decapod shrimp using *Sicyona dorsalis* (Decapoda: Penaeoidea). *Journal of Crustacean Biology*, 16, 429-436.
- Bauer, R. T. (1989). Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical sea grass meadow *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 127, 175-187.

- Bauer, R. T. (2000). Simultaneous hermaphroditism in caridean shrimps: a unique and puzzling sexual system in the Decapoda. *Journal of Crustacean Biology*, 20(2), 116-128.
- Bauer, R. T. (2004). *Remarkable Shrimps: Adaptations and Natural History of the Carideans*. Oklahoma, EUA: University of Oklahoma Press.
- Boltaña, S. & Thiel, M. (2001). Associations between two species of snapping shrimp *Alpheus inca* and *Alpheopsis chilensis* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81, 633-638.
- Clarke, T. M., Espinoza, M. & Wehrtmann, I. S. (2014). Reproductive ecology of demersal elasmobranchs from a data-deficient fishery, Pacific of Costa Rica, Central America. *Fisheries Research*, 157, 96-105.
- Correa, C. & Thiel, M. (2003). Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76, 187-203.
- De Grave, S., Fransen, C. H. J. M. (2011). Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen, Leiden* 85(9), 195-589.
- Ghiselin, M. T. (1969). The evolution of hermaphroditism among animals. *The Quarterly Review of Biology*, 44, 189-208.
- Hammer, Ø., Harper D. A. T. & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4, 9.
- Hughes, M. (1996). Deception with honest signals: signal residuals and signal function in snapping shrimp. *Behavioral Ecology*, 11, 614-623.
- Knowlton, N. (1980). Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair-bonding snapping shrimp. *Evolution*, 34, 161-173.
- Knowlton, N. & Keller, B. D. (1982). Symetric fights as a measure of escalation potential in symbiotic, territorial snapping shrimp. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 10, 289-292.
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological methodology*. Vancouver, Canada: University of British Columbia.
- Mathews L. M. (2002a). Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: does population density, sex ratio, or female synchrony affect behavior of male snapping shrimp (*Alpheus angulosus*)? *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 51, 426-432.
- Mathews L. M. (2002b). Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intrasexual behaviours in pair-living snapping shrimp. *Animal Behaviour*, 63, 767-777.
- Nolan, B. A. & Salmon, M. (1970). The behavior and ecology of snapping shrimp (Crustacea: *Alpheus heterochaelis* and *Alpheus normanni*). *Forma Functio*, 2, 289-335.
- Rahman, N., Dunham, D. W. & Govind, C. K. (2002). Size-assortative pairing in the biw-clawed snapping shrumpt, *Alpheus heterochaelis*. *Behaviour*, 139, 1443-1468.
- Rahman, N., Dunham, D. W. & Govind, C. K. (2004). Mate-choice in the big-clawed snapping shrimp, *Alpheus heterochaelis* Say, 1818. *Crustaceana*, 77, 95-111.
- Salmon, M. (1983). Courtship, mating systems, and sexual selection in decapods. En: S. Rebach & D. W. Dunham (Eds.). *Studies in adaptation: the behavior of higher Crustacea*. John Wiley & Sons. Nueva York, EUA.

- Schein, H. (1977). The role of snapping in *Alpheus heterochaelis* Say, 1818, the big-clawed snapping shrimp. *Crustaceana*, 33, 182-188.
- Silva, A. M. & Acuña-González, J. (2006). Caracterización físico-química de dos estuarios en la bahía de Golfito, Golf Dulce, Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 54, 241-256.
- Warner, R. R. (1975). The adaptive significance of sequential hermaphroditism in animals. *American Naturalist*, 109, 61-82.
- Wilson, K. & Hardy, I. C.W. (2002). Statistical analysis of sex ratios: an introduction. En: Hardy C.W. (Ed.) *Sex Ratios Concepts and Research Methods*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.

CUADRO 1

Densidad estimada de refugios/100 m² y el índice de correlación entre la longitud total de hembras y machos de *Alpheus colombiensis* en tres sitios del manglar de Llano Bonito, Golfito, Costa Rica.

Sitio	Refugios estimados/100 m ²	Índice de correlación hembras LT - machos LT
1	1.71	0.85
2	1.47	0.50
3	0.41	0.97

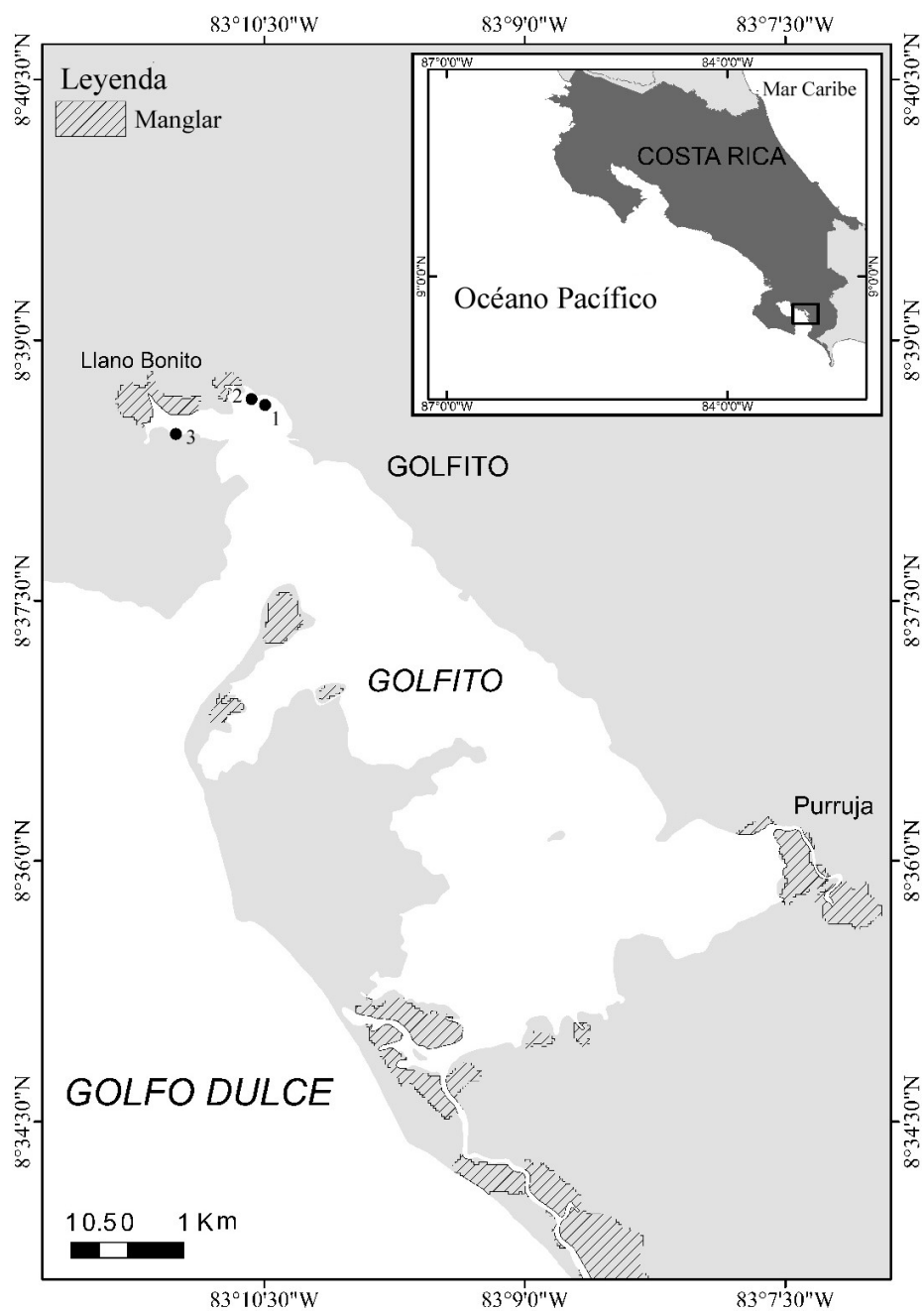


Figura 1. Mapa de sitios de recolecta (1, 2 y 3) de especímenes de *Alpheus colombiensis* en el manglar Llano Bonito, Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

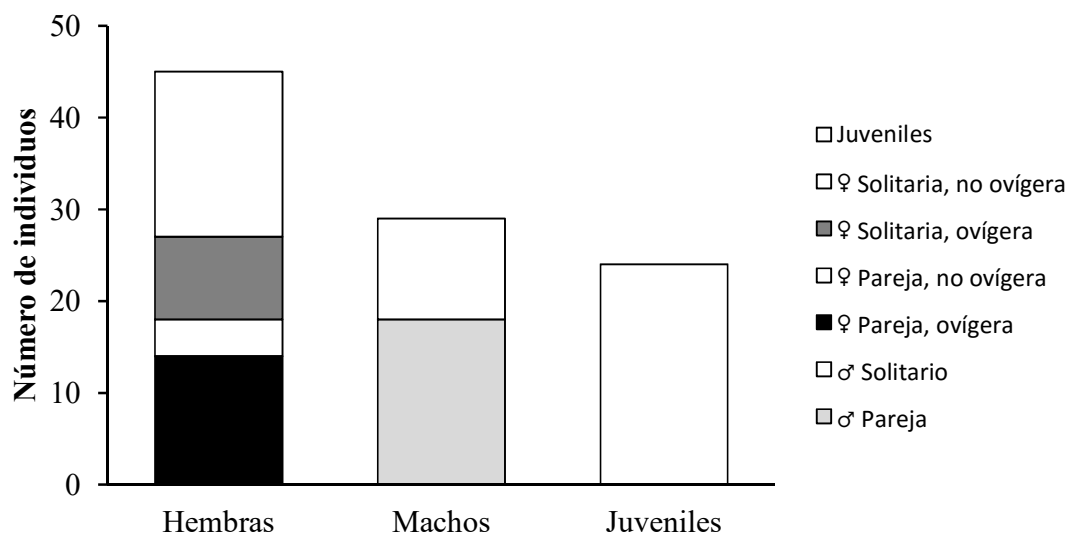


Figura 2. Número de machos, hembras (ovígeras o no ovígeras) y juveniles de *Alpheus colombiensis* que se encontraron viviendo en parejas o solitarios, en refugios en el intermareal del manglar de Llano Bonito, Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

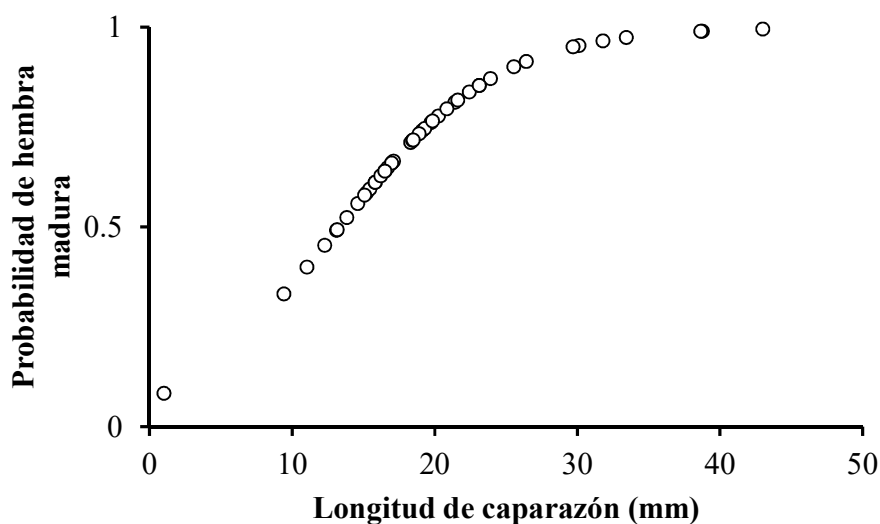


Figura 3. Regresión logística de la probabilidad de que una hembra se encuentre en estado maduro según la longitud de caparazón en *Alpheus colombiensis*, Golfito Costa Rica. Enero 2015. Datos observados = círculo negro; Modelo logístico generalizado = círculos blancos.

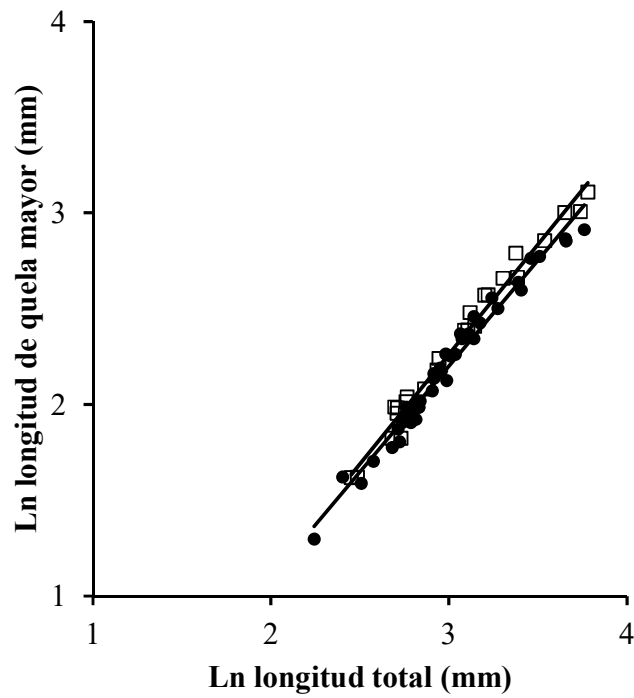


Figura 4. Relación de ln de la longitud total y ln de longitud de la quela mayor en hembras (♀, círculos rellenos) y machos (♂, cuadros vacíos) de *Alpheus colombiensis*, Golfito, Costa Rica. n = 68.

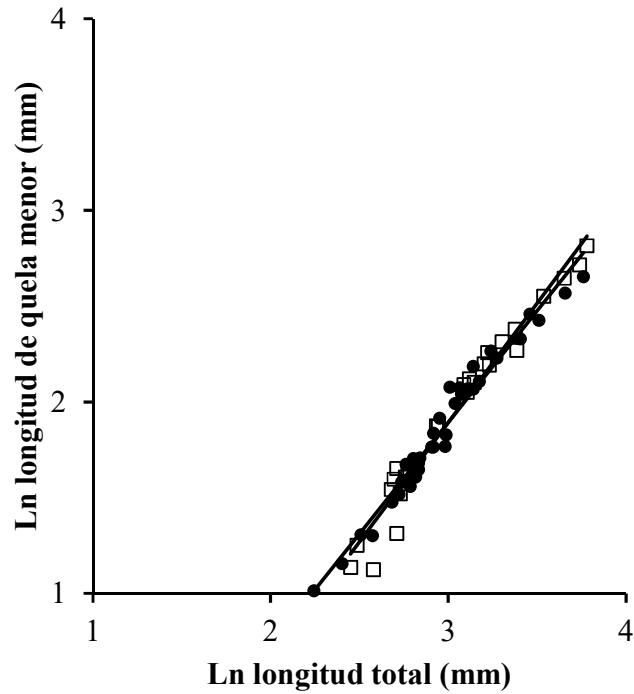


Figura 5. Relación de ln de la longitud total y ln de longitud de la quela menor en hembras (♀, círculos rellenos) y machos (♂, cuadros vacíos) de *Alpheus colombiensis*, Golfito, Costa Rica. n = 65.

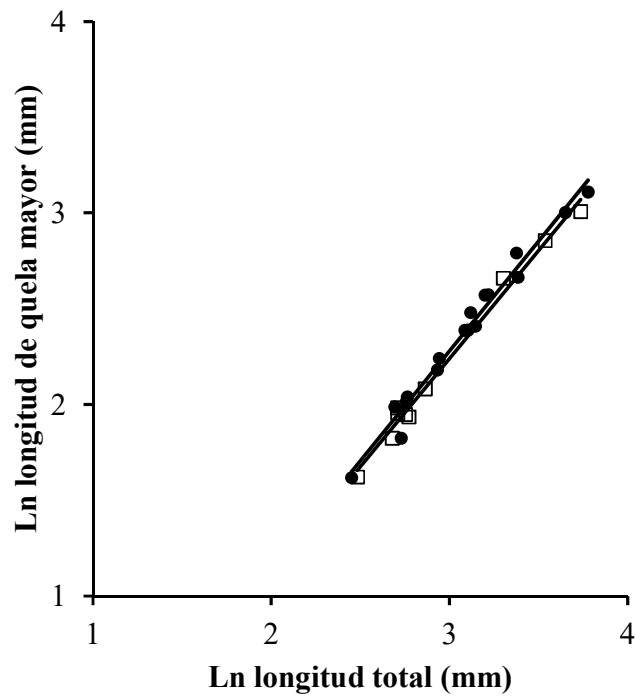


Figura 6. Relación de ln de la longitud total y ln de longitud de la quela mayor del en machos en pareja (círculos rellenos) y machos solteros (cuadros vacíos) de *Alpheus colombiensis*, Golfito, Costa Rica. n = 27.

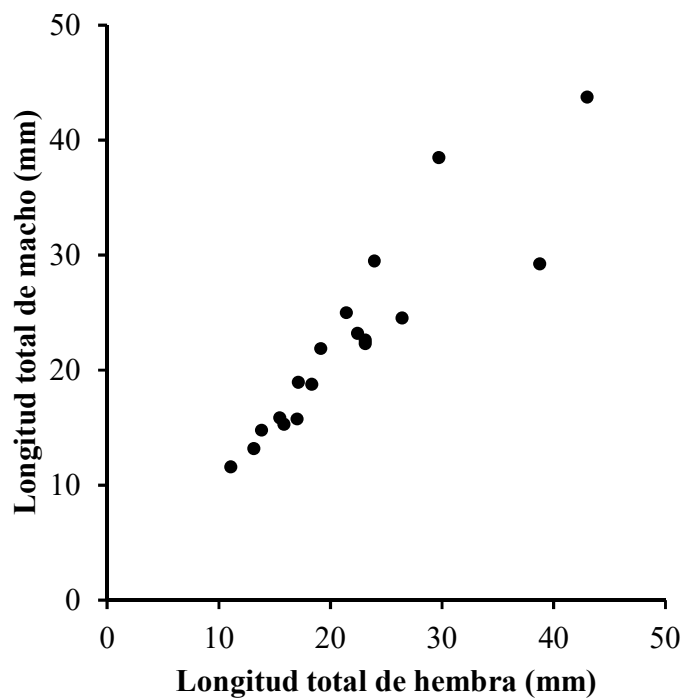


Figura 7. Correlación de la longitud total de hembras y machos de *Alpheus colombiensis* encontrados0 viviendo en pareja, en el manglar de Llano Bonito, Golfito, Costa Rica. n = 36.

Cuido parental de la mojarra *Amphilophus diquis* (Pisces: Cichlidae) en el Pacífico sur de Costa Rica

Beatriz Naranjo-Elizondo¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; beanaranjo@gmail.com

Resumen: Los peces de la familia Cichlidae se caracterizan por complejos sistemas reproductivos que incluyen el cuidado parental. *Amphilophus diquis* es un cíclido endémico del Pacífico sur de Costa Rica que presenta cuidado biparental y monogamia. El presente estudio tiene como objetivo describir el comportamiento *in situ* de cuidado de la especie, tomando en cuenta el rol de cada sexo, y comparar estos roles entre la etapa de cuidado de huevos y de juveniles. Se contabilizaron comportamientos durante 25 minutos en cuatro parejas cuidando huevos y 13 cuidando juveniles. Se caracterizaron morfológicamente las pozas y se realizaron censos visuales contabilizando todas las especies de peces observadas, se determinó también a qué peces se dirigían los ataques de *A. diquis*. Se encontró un dimorfismo en los roles que realizan las hembras y los machos. Las hembras exhibieron un comportamiento similar durante el cuidado de huevos y juveniles, atacaron más a otros peces y se mantuvieron más tiempo cerca de la progenie. Los machos se caracterizaron por realizar comportamientos de inspección en los que se alejaron del sitio de cuidado por periodos usualmente prolongados; y por aumentar la cantidad de ataques durante el cuidado de juveniles. Ambos sexos estuvieron igualmente involucrados en proveer alimento durante el cuidado de juveniles. Se plantea que las hembras realizan un gasto energético mayor debido a que probablemente estas poseen un potencial reproductivo menor, y a que existe un conflicto de intereses entre sexos que genera que uno de los dos sexos cuide más.

Palabras claves: comportamiento *in situ*, cuidado biparental, defensa de territorio, tamaño de camada, *Cryptoheros sajica*.

Las especies de la familia Cichlidae constituyen la tercera familia más diversa de peces, siendo una de sus características más destacables la complejidad de comportamientos reproductivos que presentan (Keenleyside, 1991). Los cíclidos realizan diferentes sistemas de apareamiento que involucran la defensa de un territorio, elaborados mecanismos de selección de pareja y un cuidado parental prolongado (p.e., Ripley & Lobel, 2005; Teresa & Gonçalves-de-Freitas, 2011). El cuidado parental en cíclidos puede involucrar la construcción de un nido, atacar a posibles predadores, realizar movimientos del agua sobre los huevos para oxigenarlos o eliminar basuras y desechos metabólicos, remover huevos muertos o enfermos, acompañar a los juveniles mientras forrajeen y proveerles refugio si un depredador se aproxima, hasta suministrar un moco secretado por los padres que actúa contra patógenos o que los juveniles pueden comer (Keenleyside, 1991; Schütz & Barlow, 1997; Helfman, 2009).

En los cíclidos neotropicales las estrategias más comunes son la monogamia y el cuidado biparental (Keenleyside, 1991), que involucra la cooperación tanto del macho como de la hembra a lo largo del ciclo reproductivo (Timms & Keenleyside, 1975; Itzkowitz *et al.*, 2001). Los estudios del cuidado biparental en campo han revelado una coordinación de las actividades que realizan los padres, donde las hembras en general tienden a mantenerse con la progenie y los machos tienden a defender el territorio contra intrusos (Itzkowitz & Nyby, 1982; Wisenden, 1994). A pesar de que el cuidado biparental es una forma de cooperación entre los padres, este también supone un conflicto de intereses entre sexos (Harrison *et al.*, 2009). Este conflicto entre sexos se origina debido al costo energético que implica el cuidado parental, ya que cuidar menos a la progenie permite a los individuos mantener sus reservas de energía y aumentar sus oportunidades de aparearse de nuevo, ocasionando que uno de los sexos cuide más que el otro (Harrison *et al.*, 2009).

En general, las diferencias que se observan en los roles de cuidado entre sexos tienden a reducirse o desaparecer con el desarrollo de la progenie: se pueden observar diferencias entre el cuidado de huevos y

juveniles, y entre grados de desarrollo de los juveniles (Barlow, 1974; Neil, 1984; Keenleyside, 1991). Los roles parentales pueden también variar dentro de una misma especie según el número de potenciales depredadores, el tamaño relativo entre padres y la proporción de sexos de la especie en un determinado sitio (Itzkowitz *et al.*, 2005).

Los cíclidos conforman la familia más diversa de peces de agua dulce de Costa Rica, con 25 especies (Bussing, 1998; Angulo *et al.*, 2013). Sin embargo, los estudios de cuidado parental de las especies del país, sobre todo en campo, son escasos (p.e. Tobler, 2007). El presente estudio tiene como objetivo describir por primera vez el comportamiento *in situ* de cuidado parental del cíclido endémico *Amphilophus diquis* (Bussing, 1974), diferenciando el rol que cumple el macho y la hembra, y comparar estos roles entre la etapa de cuidado de huevos y cuidado de juveniles. Debido al conflicto de interés entre sexos que se evidencia en cíclidos (Harrison *et al.*, 2009), se plantea la hipótesis de que los roles que ejerce cada sexo en el cuidado biparental de *A. diquis* son distintos. Se predice que la hembra va a permanecer más tiempo cerca de su progenie (como ha sido demostrado en otros cíclidos: p.e., Teresa & Gonçalves-de-Freitas, 2011), tanto en etapa de cuidado de huevos como de juveniles, por lo tanto también se predice que la hembra va a estar más involucrada en la defensa de sus crías, y que, en el caso del cuidado de juveniles, la hembra va a realizar más comportamientos involucrados con la alimentación de sus crías.

Materiales y métodos

Sitio de estudio: Durante los días 26 de enero al 3 de febrero de 2015 se observaron parejas de *A. diquis* realizando cuidado parental en el cantón de Golfito, Puntarenas. Las observaciones se realizaron en la Quebrada Gamba (8° 40' 20.4'' N/ -83° 12' 8.6'' O) y en la Quebrada Rancho (8° 40' 14.2'' N/ -83° 12' 8.8'' O), la cual es un tributario de la Q. Gamba. Ambas quebradas drenan finalmente al Golfo Dulce a través del Río Esquinas. Las quebradas en estudio se localizan dentro del Parque Nacional Piedras Blancas y poseen aguas cristalinas y pozas de muy poca profundidad, características que permitieron la observación de las parejas desde fuera del agua, disminuyendo el efecto que podría tener la presencia de un observador sobre el comportamiento de cuidado de los cíclidos.

Especie de estudio: *Amphilophus diquis* es un cíclido endémico de las cuencas del Pirrís, Térraba y Coto de Costa Rica, que se distribuye desde los 16 hasta los 700 m de altitud, y llega a alcanzar una longitud total de 135 mm (Bussing, 1998; Angulo *et al.*, 2013). La especie habita sobre fondos de piedra, arena y grava a temperaturas de 23 a 33 °C (Bussing, 1998). La alimentación de la especie se basa principalmente en insectos acuáticos y detrito vegetal terrestre (Winemiller & Morales, 1989).

Observaciones de comportamiento de cuidado: Se observaron 13 parejas de *A. diquis* realizando cuidado de juveniles, y cuatro parejas realizando cuidado de huevos. Para cuantificar los comportamientos, y definir el rol realizado por cada sexo durante el cuidado, el macho y la hembra de cada pareja fueron observados simultáneamente durante 25 min, tiempo en el que se registró la cantidad de veces que cada sexo realizó determinado comportamiento. Adicionalmente, en algunas parejas fue posible observar el comportamiento durante 50 min de observación; en estos casos los comportamientos fueron divididos entre dos para obtener las observaciones promedio durante 25 min y poder ser comparadas con el resto de las parejas.

Los comportamientos definidos para las parejas que cuidaban huevos fueron: 1) ataques a otros peces; 2) inspecciones, la cantidad de veces en las que alguno de los padres se alejaba de la puesta de huevos sin razón aparente de amenaza o ataque a otros peces; 3) cantidad de minutos que cada padre estuvo lejos de la puesta de huevos; y 4) la cantidad de veces que cada padre comió cerca de sus crías. Además, se describen los sitios de anidación de las puestas de huevos encontradas y se estima el tamaño de la camada de estas puestas por medio del conteo de huevos en base a una fotografía.

En el caso del cuidado de juveniles, los comportamientos definidos fueron los siguientes: 1) levantar hojas con la boca; 2) sacudir sustratos de arena u hojarasca; 3) ataques a otros peces; 4) inspecciones, donde se contabilizó la cantidad de veces en que alguno de los padres se alejó de sus crías sin razón

aparente de amenaza o ataque a otros peces, 5) cantidad de minutos que cada padre estuvo lejos de sus juveniles, y 6) la cantidad de veces que cada padre comió cerca de sus crías.

Caracterización de las pozas con *A. diquis* realizando cuido: En cada una de las pozas donde *A. diquis* se encontró cuidando juveniles o huevos, se realizó un censo visual con careta en el cual se estimaron las abundancias de todas las especies de peces que se observaron. Este censo incluyó el conteo de otras parejas de *A. diquis* o de otras especies de Cichlidae realizando cuido parental. Adicionalmente, se caracterizó morfológicamente cada poza midiendo el largo total (la distancia entre los rápidos inmediatamente anterior y posterior a la poza), el ancho máximo, el ancho mínimo y la profundidad máxima.

Ataques/amenazas hacia otros peces: En las cuatro parejas realizando cuido de huevos, y en diez de las parejas realizando cuido de juveniles, se determinó la familia de los peces a los cuales cada uno de los padres de *A. diquis* dirigía sus amenazas. Los cíclidos que recibieron amenazas de *A. diquis* cuidando huevos/juveniles fueron diferenciados según especie: otros *A. diquis* y *Cryptoheros sajica* (Bussing, 1974), y si estos se encontraban solos o si se encontraban en pareja cuidando sus crías.

Análisis estadístico: Se realizaron Análisis de Correspondencia Canónica para relacionar las variables medidas de la morfología de las pozas con los comportamientos y explorar la relación de los individuos según sexo con los comportamientos. Para determinar si las parejas siguieron el mismo patrón observado en el conteo de comportamientos del macho y la hembra se realizaron pruebas de Chi-cuadrado de homogeneidad (χ^2). En el caso de los comportamientos durante el cuido de juveniles se realizó un meta-análisis siguiendo el método combinado de Fischer (Fischer, 1925) utilizando las probabilidades obtenidas en los Chi-cuadrado de homogeneidad de cada comportamiento, para determinar si en general se observó una diferencia en el cuido entre machos y hembras.

Debido a que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homoscedasticidad se realizaron pruebas de signo de Wilcoxon (z) para determinar diferencias entre sexos para cada uno de los comportamientos, utilizando el programa estadístico JMP 7.0. Además, se realizaron además pruebas de U de Mann-Whitney en el programa PAST 3.06 para comparar la mediana de frecuencia de realizar un comportamiento en individuos de un mismo sexo entre etapas de cuido de huevos y juveniles.

En el caso de las parejas que realizaron cuido de juveniles, se realizaron pruebas de Mantel con 9999 permutaciones en el programa PAST 3.06 para determinar si existió una correlación entre la frecuencia de los comportamientos realizados por los padres y la composición biológica (riqueza y abundancia de otros peces). Para esta última prueba los datos fueron transformados utilizando $\log_{10}(x+1)$, y se empleó el índice de Bray-Curtis en todas las matrices. Además, para determinar cuáles grupos de peces recibieron más ataques de *A. diquis* se realizó una prueba de Chi-cuadrado para los ataques realizados por hembras y otra prueba para los realizados por machos.

Resultados

Nidos y tamaños de camada. Todos los nidos observados se encontraron en las orillas de pozas y consistieron en una roca con lados planos donde se colocan los huevos. Esta roca se encontró rodeada por algún tipo de sustrato como hojas y madera en forma de semicírculo, o en algunos casos la roca se encontró colocada en grietas formadas por raíces. Las hembras de *A. diquis* limpian con su boca la roca y también realizan roces con su cuerpo sobre esta. Durante el estudio se observó una hembra limpiando una roca durante aproximadamente 2 horas antes de colocar los huevos, pero es posible que esta actividad tarde aún más tiempo, ya que cuando se inició la observación el proceso de limpieza ya había iniciado. Mientras, la hembra se encarga de la limpieza de la roca el macho puede patrullar el territorio con lapsos de tiempo en los que se ausenta; la hembra ahuyenta a otros peces por su cuenta durante el proceso. Una vez limpio el sustrato da inicio la puesta de los huevos, en la cual la hembra se mueve en contra o a favor de las agujas del reloj mientras va depositando sus huevos; posteriormente, con un movimiento similar, el

macho los fertiliza. Este proceso se repitió durante aproximadamente 30 min. El número de huevos varió en un rango de 134 a 260 huevos (promedio \pm desviación estándar = 206.80 ± 50.13 huevos, $n=5$).

Comportamiento de cuido: *Amphilophus diquis* suele cuidar a su progenie en pozas donde no hay otras parejas conspecíficas realizando cuido. Únicamente en cuatro de las 14 pozas en estudio se observaron dos parejas de *A. diquis* realizando cuido simultáneamente. En estos cuatro casos el estadio de desarrollo de la progenie entre ambas parejas varió: en tres de los casos una de las parejas cuidaba juveniles mientras la otra cuidaba huevos, y en el otro caso ambas parejas cuidaban juveniles pero de tamaños distintos. Además, se observó una pareja cuidando juveniles que evitaba que otra realizara su puesta de huevos: ambas parejas se enfrentaron entre sí mordiendo la boca, expandiendo sus opérculos, y realizando vocalizaciones. La pareja que estaba cuidando juveniles se acercó al sitio donde la otra pareja estaba realizando su nido, y en total se observaron ataques durante aproximadamente 2.5 horas. Se registraron amenazas del macho cuidando juveniles hacia la nueva pareja establecida en la poza desde seis días antes de la construcción del nido de la nueva pareja. Otro aspecto del cuido fue que *A. diquis* exhibió un comportamiento activo durante el cuido de juveniles, en el cual los padres se movieron junto a sus crías llegando a abarcar gran área de la poza.

Por análisis de correspondencia canónica (ACC) se encontró que las variables de caracterización morfológica de las pozas (ancho, largo y profundidad) no se encuentra correlacionada con los comportamientos que realizan los padres durante el cuido de huevos o juveniles (Cuadro 1). Sin embargo, el sexo de los padres en cuanto a los comportamientos se diferenció, estando los machos más relacionados con las inspecciones y los minutos lejos de la progenie, y las hembras más relacionadas con comportamientos de ataque (Figura 1). Esta diferenciación fue más clara cuando se dedicaban al cuido de huevos (Figura 1A) que al de juveniles (Figura 1B). Los comportamientos de movimiento de sustratos (levantar hojas o sacudir sustratos) asociados al apoyo en el forrajeo de los juveniles se asociaron a individuos sin una discriminación por sexos (Figura 1B).

Las parejas se comportaron de forma homogénea en cuanto a ataques durante el cuido de huevos ($\chi^2=2.90$, g.l.=3, $p=0.407$), pero no durante el cuido de juveniles ($\chi^2=38.68$, g.l.=12, $p<0.001$). El comportamiento tendió a ser diferente entre sexos en cuanto al ataque hacia otros peces, las hembras realizaron más ataques que los machos tanto durante el cuido de huevos ($z=-2.18$, $p=0.029$, $n=4$) como durante el cuido de juveniles ($z=-3.36$, $p<0.001$, $n=13$) (Figura 2). En el caso del comportamiento de inspección, todas las parejas se comportaron de forma similar durante el cuido de huevos ($\chi^2=6.46$, g.l.=3, $p=0.09$) y juveniles ($\chi^2=6.63$, g.l.=12, $p=0.881$). Así, los machos realizaron más comportamientos de inspección que las hembras, tanto durante el cuido de huevos ($z=2.24$, $p=0.027$, $n=4$) como de juveniles ($z=3.58$, $p<0.001$, $n=13$) (Figura 3).

Por otro lado, no se encontraron diferencias entre sexos en los comportamientos involucrados con la alimentación de los juveniles, resultado que se demostró tanto en el movimiento de hojas como en el de sustrato (Figura 4). No hubo diferencia entre sexos en levantar hojas ($z=-1.44$, $p=0.150$, $n=13$), comportamiento en el que las parejas se comportaron de forma distinta ($\chi^2=21.55$, g.l.=9, $p=0.010$). En el comportamiento de sacudir el sustrato tampoco hubo diferencias entre sexos ($z=-1.37$, $p=0.172$), y las parejas también siguieron patrones distintos entre sí ($\chi^2=22.33$, g.l.=12, $p=0.034$). Tampoco se observaron diferencias entre sexos en cuanto al número de veces que los padres comieron cerca de sus crías, ni durante el cuido de huevos ($z=-0.79$, $p=0.429$) ni el de juveniles ($z=-0.39$, $p=0.698$). Basándose en las probabilidades de las pruebas de Chi-cuadrado de homogeneidad realizadas a cada uno de los comportamientos realizados durante el cuido de juveniles, la prueba combinada de Fischer indica que sí existen roles distintos realizados por las hembras y por los machos durante el cuido parental de *A. diquis* ($\chi^2=34.23$, g.l.=8, $p<0.001$).

El comportamiento que exhibieron las hembras durante el cuido de huevos fue similar al de las hembras cuidando juveniles, ya que no se encontró diferencia en la mediana de ataques realizados

($U=16.00$, $n_1=4$, $n_2=13$, $p=0.28$; Figura 2), ni en la mediana de las inspecciones realizadas ($U=19.50$, $n_1=4$, $n_2=13$, $p=0.469$; Figura 3), tampoco en el número de veces que las hembras se alimentaron cerca de su progenie ($U=10.50$, $n_1=4$, $n_2=13$, $p=0.087$). En cuanto al comportamiento de los machos entre las dos etapas de cuidado, estos sí realizaron más ataques durante el cuidado de juveniles que el de huevos ($U=2.5$, $n_1=4$, $n_2=13$, $p=0.009$; Figura 2); sin embargo, su comportamiento no mostró diferencias entre etapas ni en el número de inspecciones realizadas ($U=9.50$, $n_1=4$, $n_2=13$, $p=0.066$; Figura 3) ni en la cantidad de veces que comieron ($U=10.00$, $n_1=4$, $n_2=13$, $p=0.071$).

Las inspecciones realizadas por los machos tanto en la etapa de cuidado de huevos y juveniles fueron usualmente por tiempos prolongados, mientras que las hembras nunca permanecieron lejos de sus crías por un minuto completo. Los machos cuidando huevos permanecieron entre 16 y 20 min fuera del nido, mientras que los machos cuidando juveniles estuvieron entre 1 y 16.5 min lejos de sus crías. Las inspecciones realizadas por las hembras fueron observadas principalmente cuando la pareja y sus juveniles se movían de sitio, ya que en estos casos las hembras solían regresar al lugar cercano, anteriormente ocupado, para cerciorarse de que no hubiera quedado alguna cría. En algunas ocasiones se observaron hembras introduciendo a su boca crías rezagadas para transportarlas al nuevo sitio con el resto de la camada. En todos los casos, cuando uno de los dos padres se encontraba realizando inspecciones, el otro padre siempre permaneció cerca de la progenie.

En cuanto a la composición biológica de las pozas en las que *A. diquis* se encontró realizando cuidado parental, se observaron 1888 individuos de peces pertenecientes a 17 especies en seis familias (Cuadro 3). Los peces más abundantes fueron *Poeciliopsis paucimaculata* Bussing, 1967, *Astyanax aeneus* (Günther, 1860), *Bryconamericus terrabensis* Meek, 1914 y *C. sajica*. El comportamiento de cuidado de las hembras se correlacionó de manera positiva con la presencia y abundancia de otros peces en las pozas (Mantel, $R=0.31$, $p=0.008$). Sin embargo, el comportamiento de los machos no mostró una correlación con las abundancias de los peces (Mantel, $R=-0.03$, $p=0.574$).

Se registró un total de 626 ataques a otros peces de identidad conocida, de los cuales las hembras realizaron 493 y los machos 133 ataques. En general, del total de ataques la mayoría fue hacia *C. sajica* que no se encontraban realizando cuidado parental ($n=279$), seguidos de peces de la familia Characidae ($n=147$). Los demás ataques se registraron hacia parejas de *C. sajica* realizando cuidado parental ($n=76$), peces de la familia Poeciliidae ($n=59$), otros individuos de *A. diquis* no reproductivos ($n=49$), y hacia parejas de *A. diquis* realizando cuidado ($n=12$). Se registraron además ataques de hembras hacia tres barbudos *Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864), y un ataque al chupapiedras *Sicydium salvini* Ogilvie-Grant, 1884. Las hembras atacaron diferencialmente a los peces ($\chi^2=761.47$, g.l.=7, $p<0.001$), siendo los ataques hacia *C. sajica* no reproductivos y Characidae mayores a los esperados. De forma similar, los machos también registraron más ataques hacia *C. sajica*, tanto reproductivos como no reproductivos, y hacia Characidae ($\chi^2=37.48$, g.l.=5, $p<0.001$).

Discusión

La división de labores es común entre los cíclidos que cuidan crías en el sustrato (Itzkowitz & Nyby, 1982) y puede ser el resultado del significado diferencial que cada rol o labor representa para cada sexo durante el cuidado, como lo expone la hipótesis del conflicto de intereses entre sexos (Trivers, 1972). A diferencia de otros estudios donde el macho está más involucrado en la defensa directa de la progenie (p.e. Teresa & Gonçalves-de-Freitas, 2011), el presente estudio indica que las hembras defienden más a su progenie que los machos, a pesar de que estas suelen ser de menor tamaño. La mayoría de los estudios realizados en cíclidos han propuesto que los machos, al ser usualmente más grandes que las hembras, pueden ser más efectivos en la defensa del territorio y que por lo tanto es usual que se dediquen a esa actividad (Barlow, 1974; Itzkowitz *et al.*, 2005). El mayor cuidado aportado por las hembras puede estar correlacionado con las explicaciones evolutivas basadas en el bajo potencial reproductivo que presentan las hembras, si se comparan con los machos (Trivers, 1972). Este bajo potencial reproductivo de la hembra se refleja por ejemplo en la especie de cíclidos convictos *Amatitlania nigrofasciata* (Günther, 1867), donde

en un mismo periodo reproductivo los machos pueden ayudar a criar desde una a cuatro camadas distintas consecutivas, mientras las hembras únicamente logran cuidar de una a dos, siendo el cuidado de dos una situación rara en la mayoría de las hembras (Wisenden, 1995).

En este estudio se observó que cuando uno de los dos padres se aleja de la progenie, el otro sexo siempre permanece cerca de las crías, sean huevos o juveniles, durante el tiempo que el otro padre se encuentra fuera. Estudios previos en otros cíclidos con cuidado biparental han enfatizado el hecho de que un padre puede permitir periódicamente que el otro sexo abandone momentáneamente su rol (por ejemplo en el presente estudio, cuando el macho permanece cerca de la progenie mientras la hembra se mueve alrededor del territorio) (Itzkowitz, 2001). Estos cambios de rol son comúnmente observados en la naturaleza principalmente cuando no existen amenazas y ninguno de los padres está defendiendo el territorio contra intrusos (Itzkowitz, 2001). Sin embargo, en el caso de *A. diquis*, este intercambio de roles suele ser durante tiempos muy cortos, dado que las hembras inspeccionan el territorio por periodos muy breves.

Un aspecto importante a resaltar es que este estudio no observó directamente la actividad del macho cuando este se encontraba fuera del territorio de cuidado, y queda por determinar la función de estas inspecciones. Sin embargo, se sugiere que parte del papel de macho podría ser el evitar que otras parejas de *A. diquis* se establezcan en la poza, y así prevenir la competencia por sitios de forrajeo. Los ataques por varios días del macho de una pareja ya establecida a una pareja nueva, como los observados; podría indicar que al necesitar abarcar gran parte de la poza para forrajear, sobre todo con el aumento en tamaño y necesidad energética de las crías, es beneficioso evitar el establecimiento de nuevas parejas.

A pesar de que sí se encontró una división general de roles en cuanto a ataques e inspecciones, no todas las parejas se comportaron homogéneamente. Es de esperar que no todos los padres se comporten igual, pudiéndose encontrar diferencias aun entre individuos de un mismo sexo que se encuentren cuidando a su progenie en las mismas condiciones (Budaev *et al.*, 1999). Dado que el cuidado parental es un componente costoso de la reproducción, las diferencias en el cuidado entre individuos pueden tener importantes implicaciones evolutivas (Clutton-Brock, 1991). Específicamente, en cíclidos las diferencias individuales en los patrones de comportamiento de los padres ya han sido documentadas (p.e. Budaev *et al.*, 1999). También se pueden encontrar diferencias entre padres de un mismo sexo según el grado de desarrollo de los juveniles y el número de potenciales depredadores (Barlow, 1974; Neil, 1984; Keenleyside, 1991; Itzkowitz *et al.*, 2005).

Las diferencias individuales que se encuentran en el cuidado realizado por los padres se pueden deber también a la experiencia previa de cada individuo en el cuidado (Lavery, 1995). Se ha demostrado que la inexperiencia de uno de los dos sexos afecta el comportamiento de ambos padres, así el comportamiento de machos con experiencia previa varía dependiendo de si la hembra con la que formaron pareja tiene experiencia o si es su primera vez realizando cuidado parental (Santangelo, 2015). En *Amatitlania siquia* Schmitter-Soto, 2007, las parejas donde ambos individuos tienen poca experiencia criando camadas anteriores suelen ser menos agresivas defendiendo su territorio, pasan menos tiempo lejos de sus crías y realizan menos comportamientos asociados a la alimentación de las crías, como levantar hojas y sacudir el sustrato (Lavery, 1995). Se considera que los cíclidos neotropicales suelen ser monógamos (Keenleyside, 1991); sin embargo, un estudio reciente con *A. siquia*, especie considerada monógama, demostró mediante microsatélites que un 79% de las camadas de las parejas en estudio contenían crías adoptadas, indicando que la monogamia social no necesariamente conlleva a la monogamia genética y sugiriendo esta situación se puede estar dando en otras especies (Lee-Jenkins *et al.*, 2015). La inversión en el cuidado de cada padre podría por lo tanto estar influenciada por la proporción de crías que tengan un parentesco con los padres. Por lo tanto, aspectos como la experiencia previa y la presencia de crías adoptadas durante el cuidado de juveniles son aspectos hasta el momento desconocidos en *A. diquis* que pueden estar moldeando el rol de cada sexo durante la etapa de cuidado.

Los ataques a otros peces se dieron principalmente a las familias de peces más abundantes (Cuadro 3). La mayoría de los ataques estuvieron dirigidos a *C. sajica*, los cuales en el caso de no encontrarse cuidando crías se observaron inclusive escondiéndose y acechando huevos desde atrás de los bordes del nido construido por *A. diquis*. Otros estudios han subrayado el hecho de que los cíclidos se pueden alimentar de huevos o crías de otros cíclidos, incluyendo el canibalismo (p.e. Wisenden & Keenleyside, 1992). A pesar de que este estudio no diferenció entre ataques físicos directos y amenazas, la mayoría de ataques que mostraron agresión física fueron hacia otras parejas de *A. diquis*, o hacia *C. sajica* realizando cuidado parental; hacia otros peces los ataques solían incluir persecuciones o despliegues. Estudios en cíclidos nicaragüenses han indicado que los individuos realizando cuidado parental son capaces de diferenciar la identidad y el estatus de su misma y otras especies, pudiendo ajustar la defensa de su territorio al grado de agresividad que pudieran presentar los intrusos heterospecíficos (Lehtonen *et al.*, 2010). Sin embargo, la cercanía a otras parejas de cíclidos realizando cuidado no supone únicamente efectos negativos, ya que algunos estudios han demostrado que la cercanía a otras parejas puede tener impactos positivos. Por ejemplo, Lehtonen (2008) demostró experimentalmente que la progenie de *A. nigrofasciata* tiene tasas de supervivencia más altas cuando son cuidadas cerca de territorios de *Hypsophrys nicaraguensis* (Günther, 1864). Debido a que es muy común encontrar a *A. diquis* y *C. sajica* realizando cuidado en las mismas pozas, queda por determinar los costos y los beneficios de estas interacciones.

Dentro de los ataques que no fueron dirigidos a cíclidos, la mayoría fueron hacia Characidae. Los carácidos son peces que además de ser muy abundantes se pueden alimentar de algas, semillas, hojas, insectos y crías de su misma u otras especies (Bussing, 1998). En el presente estudio se observaron carácidos alimentándose de huevos de *A. diquis*. Debido a su abundancia y agresividad, los carácidos suelen ser atacados por *A. diquis*. Otros ataques comunes fueron hacia Poeciliidae, los cuales a pesar de que se alimentan principalmente de insectos, algas y detritus (Bussing, 1998), se caracterizan por ser oportunistas, pudiendo comer inclusive a sus propias crías en cautiverio (observación personal). Se ha estimado que las amenazas, a pesar de ser menos agresivas, son importantes para el señalamiento del territorio (Itzkowitz, 1985; Clutton-Brock, 1991) y son además energéticamente menos costosas que las agresiones físicas o peleas (Ros *et al.*, 2006). En el presente estudio muchas de las hembras estudiadas poseían golpes en sus labios y cara, sugiriendo que las peleas pueden ser comunes. Las hembras están expuestas a más ataques que los machos durante el cuidado de huevos como sugieren los resultados.

En conclusión, este estudio determinó que el sexo es un factor que define roles tanto en el comportamiento de cuidado de huevos como de juveniles del cíclido *A. diquis*. Como se predijo, las hembras estuvieron más tiempo cerca de sus crías y estuvieron más involucradas en la defensa contra intrusos y posibles predadores, mientras los machos suelen abandonar por periodos de tiempo variable el sitio de cuidado. De forma contraria a lo predicho, durante el cuidado de juveniles ambos padres colaboran de igual forma en las actividades de alimentación de las crías, como lo son el levantar hojas y sacudir sustratos de arena u hojarasca. Para determinar otras fuentes de variación en la frecuencia de comportamientos se recomienda aumentar el número de parejas observadas, y comparar el rol de los padres según su tamaño y el tamaño de la puesta de huevos o la longitud de los juveniles. Se recomienda para futuros estudios distinguir entre despliegues, persecuciones y ataques físicos directos hacia otros peces, para estimar grado de agresividad que pueden presentar los *A. diquis*.

Agradecimientos

Agradezco a Federico Bolaños, Jeffrey Sibaja y Mauricio Fernández por la logística del curso, apoyo en el diseño experimental, ayuda con los análisis estadísticos y el transporte a los sitios de muestreo. A todos los compañeros que aportaron ideas al proyecto. A Diego Solano por el préstamo de equipo fotográfico, y a Juan Carlos Azofeifa por su ayuda durante el muestreo.

Bibliografía

- Angulo, A., Garita-Alvarado, C. A., Bussing, W. A., & López, M. I. (2013). Annotated checklist of the freshwater fishes of continental and insular Costa Rica: additions and nomenclatural revisions. *Check List*, 9(5), 987-1019.
- Barlow, G. W. (1974). Contrasts in social behavior between Central American cichlid fishes and coral-reef surgeon fishes. *American Zoologist*, 14, 9-34.
- Barlow, G. W. (1974). Contrasts in social behavior between Central American cichlids and coral-reef surgeon fishes. *American Zoologist*, 14(1), 9-34.
- Budaev, S. V., Zworykin, D. D. & Mochev, A. D. (1999). Individual differences in parental care and behaviour profile in the convict cichlid: a correlation study. *Animal Behaviour*, 58, 195-202.
- Bussing, W. A. (1998). *Freshwater fishes of Costa Rica*. San José, Costa Rica: Editorial Universidad de Costa Rica.
- Clutton-Brock, T. H. (1991). *The evolution of parental care*. New Jersey, Estados Unidos: Princeton University Press.
- Fischer, R. A. (1924). *Statistical methods for research workers*. Edimburgo, Escocia: Oliver and Boyd.
- Harrison, F., Barta, Z., Cuthill, I. & Székely, T. (2009). How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 1800-1812.
- Helfman, G., Collette, B., Facey, D. & Bowen, B. (2009). *The diversity of fishes*. Oxford, Estados Unidos: Willey-Blackwell.
- Itzkowitz, M. & Nyby, J. (1982). Field observations on parental behavior of the Texas cichlid *Cichlasoma cyanoguttatum*. *American Midland Naturalist*, 108, 364-368.
- Itzkowitz, M. (1985). Sexual differences in offspring defense in a monogamous cichlid fish. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 70(3), 247-255.
- Itzkowitz, M., Santangelo, N. & Richter, M. (2001). Parental division of labour and the shift from minimal to maximal specializations: an examination using a biparental fish. *Animal Behaviour*, 61, 1237-1245.
- Itzkowitz, M., Santangelo, N., Cleveland, A., Bockelman, A. & Richter, M. (2005). Is the selection of sex-typical parental roles based on an assessment process? A test in the monogamous convict cichlid fish. *Animal Behaviour*, 69(1), 95-105.
- Keenleyside, M. H. A. (1991). *Cichlid fishes: behavior, ecology and evolution*. Londres, Reino Unido: Chapman & Hall.
- Lavery, R. J. (1995). Past reproductive effort affects parental behaviour in a cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum*: a comparison of inexperienced and experienced breeders with normal and experimentally reduced broods. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 193-199.
- Lee-Jenkins, S. S. Y., Smith, M. L., Wisenden, B. D., Wong, A. & Godin, J. J. (2015). Genetic evidence for mixed broods and extra-pair matings in a socially monogamous biparental cichlid fish. *Behaviour*, in press.
- Lehtonen, T. K. (2008). Convict cichlids benefit from close proximity to another species of cichlid fish. *Biology Letters*, 4, 610-612.
- Lehtonen, T. K., McCrary, J. K. & Meyer, A. (2010). Territorial aggression can be sensitive to the status of heterospecific intruders. *Behavioural Processes*, 84, 598-601.

- Neil, S. J. (1984). Field studies of the behavioral ecology and agonistic behavior of *Cichlasoma meeki* (Pisces: Cichlidae). *Environmental Biology of Fishes*, 10, 59-68.
- Ripley, J. L. & Lobel, P. S. (2005). Reproductive behavior of the Lake Malawi cichlid fish, *Tramitichromis intermedius*. *Environmental Biology of Fishes*, 73, 171-180.
- Ros, A. F. H., Becker, K. & Oliveira, R. F. (2006). Aggressive behavior and energy metabolism in a cichlid fish, *Oreochromis mossambicus*. *Physiology & Behavior*, 89(2), 164-170.
- Santangelo, N. (2015). Female breeding experience affects parental care strategies of both parents in a monogamous cichlid fish. *Animal Behaviour*, 104, 31-37.
- Schütz, M. & Barlow, G. W. (1997). Young of the Midas cichlid get biologically active nonnutrients by eating mucus from the surface of their parents. *Fish Physiology and Biochemistry*, 16(1), 11-18.
- Teresa, F. B. & Gonçalves-de-Freitas, E. (2011). Reproductive behavior and parental roles of the cichlid fish *Laetacara araguaiae*. *Neotropical Ichthyology*, 9, 355-362.
- Timms, A. M. & Keenleyside, M. H. A. (1975). The reproductive behavior of *Aequidens paraguayensis* (Pisces, Cichlidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 39, 8-23.
- Tobler, M. (2007). Reversed sexual dimorphism and courtship by females in the topaz cichlid, *Archocentrus myrnae* (Cichlidae, Teleostei), from Costa Rica. *The Southwestern Naturalist*, 52(3), 371-377.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. G. Campbell (Ed.). *Sexual selection and descent of man, 1871-1971* (pp. 136-179). Chicago, EEUU: Aldine.
- Winemiller, K. O. & Morales, N. E. (1989). Comunidades de peces del Parque Nacional Corcovado luego del cese de las actividades mineras. *Brenesia*, 31, 75-91.
- Wisenden, B. D. & Keenleyside, M. (1992). Intraspecific brood adoption in convict cichlids: a mutual benefit. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31, 263-269.
- Wisenden, B. D. (1994). Factors affecting mate desertion by males in free-ranging convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum*). *Behavioral Ecology*, 5, 439-447.
- Wisenden, B. D. (1995). Reproductive behavior of free-ranging convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Environmental Biology of Fishes*, 43, 121-134.

CUADRO 1

Autovalores y probabilidades para los tres primeros ejes del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) entre los comportamientos de cuidado de huevos y de juveniles de *Amphilophus diquis* y la caracterización morfológica de las pozas en Golfito, Costa Rica.

Estadio de cuidado	Eje	Autovalor	Probabilidad
Huevos	1	0.117	0.963
	2	0.008	0.900
Juveniles	1	0.032	0.943
	2	0.023	0.464

CUADRO 2

Abundancia de peces en las pozas con *Amphilophus diquis* (Cichlidae) realizando cuido parental en Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

Especies	Abundancia total observada
Characidae	749
<i>Astyanax aeneus</i>	318
<i>Brycon berhae</i>	34
<i>Bryconamericus terrabensis</i>	314
<i>Hyphessobrycon savagei</i>	70
<i>Roeboides ilseae</i>	13
Cichlidae	303
<i>Amphilophus diquis</i>	67
<i>Cryptoheros sajica</i>	227
<i>Tomocichla sieboldii</i>	9
Gobiidae	70
<i>Awaous transandeanus</i>	5
<i>Sicydium salvini</i>	65
Heptapteriidae	30
<i>Pimelodella chagresi</i>	28
<i>Rhamdia guatemalensis</i>	2
Loricariidae	2
<i>Hemiancistrus aspidolepis</i>	2
Poeciliidae	734
<i>Brachyrhaphis</i> sp.	146
<i>Poecilia gillii</i>	66
<i>Poeciliopsis paucimaculata</i>	498
<i>Poeciliopsis retropinna</i>	24
TOTAL	1888

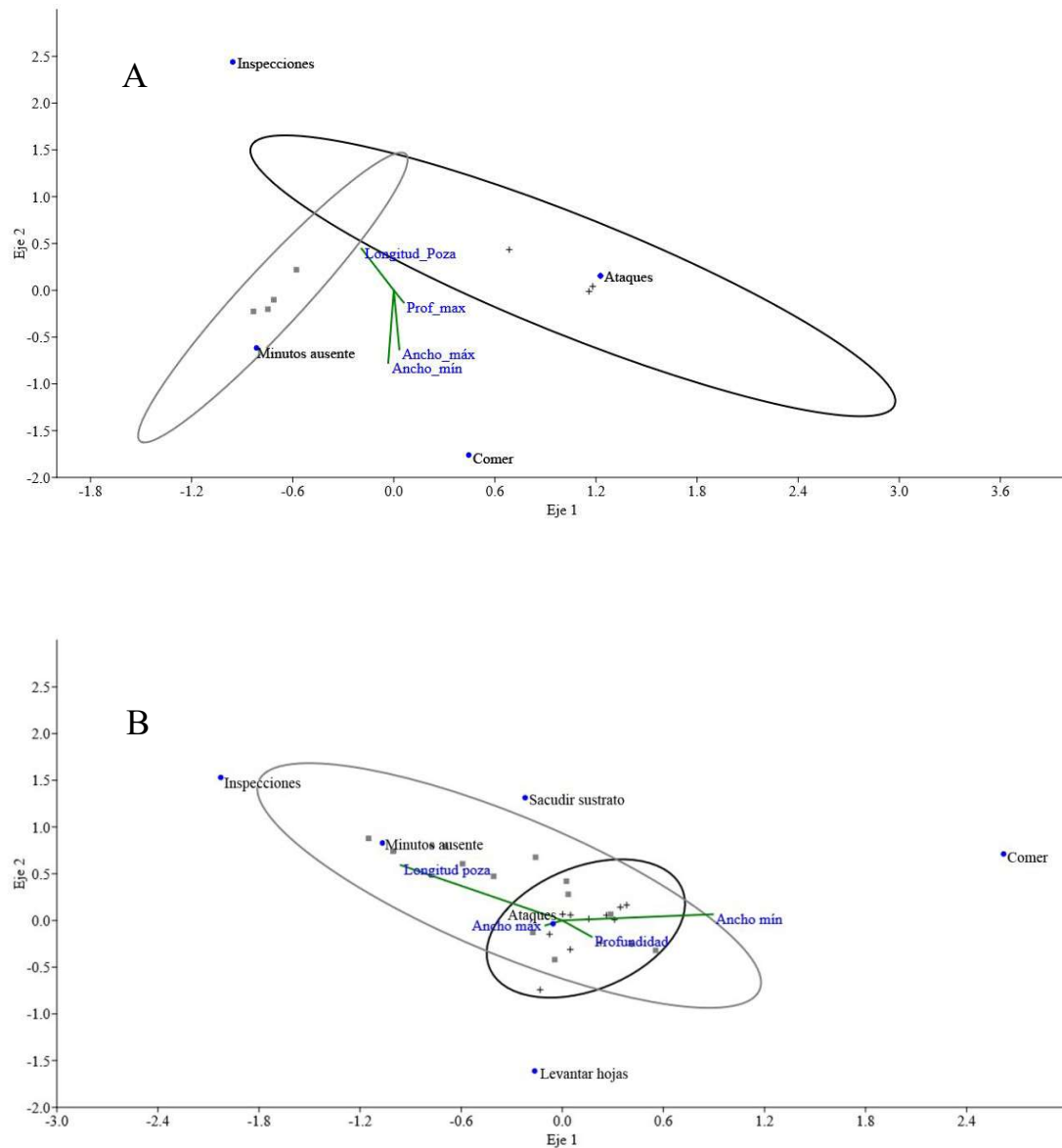


Figura 1. Análisis de Correspondencia Canónica correlacionando los comportamientos realizados por parejas de *Amphilophus diquis* cuidando huevos (A) y juveniles (B) con la caracterización morfológica de las pozas. Golfito, Costa Rica. Enero 2015. Las hembras se muestran con cruces negras y los machos con cuadrados grises, las elipses muestran los límites al 95% de confianza.

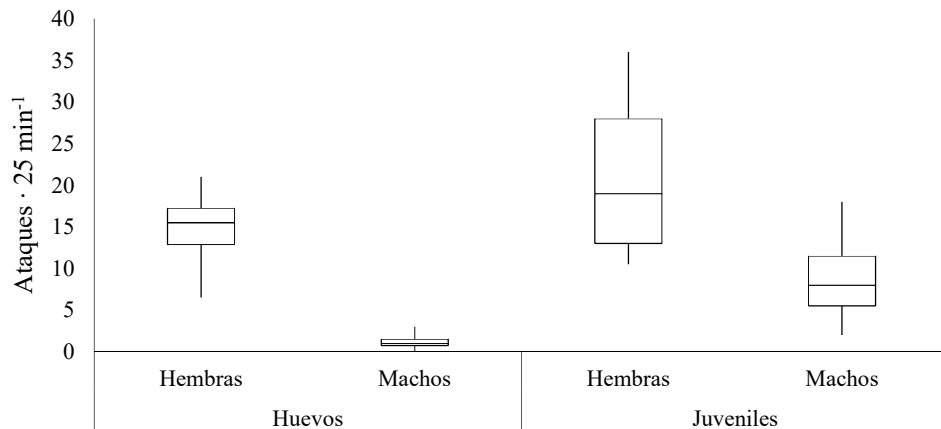


Figura 2. Diagramas de caja de los ataques hacia otros peces en las diferentes etapas de cuidado parental de *Amphilophus diquis* (Cichlidae) en Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

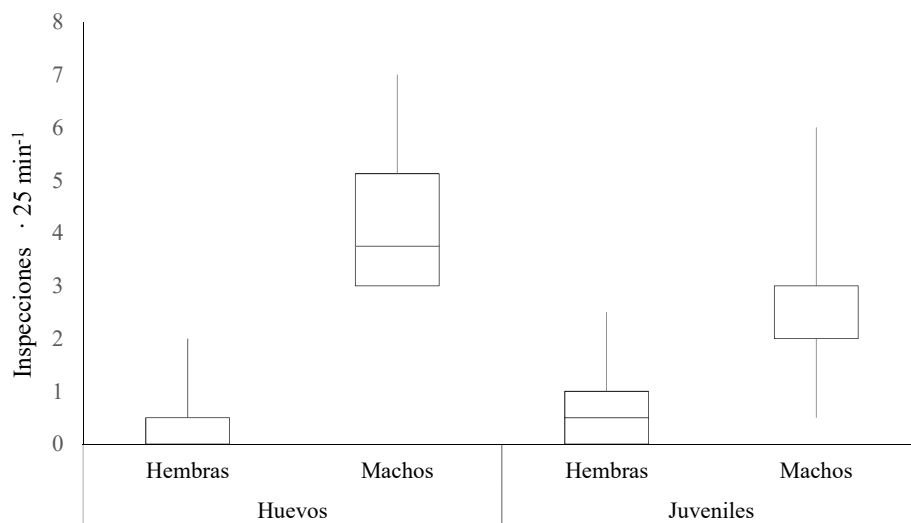


Figura 3. Diagramas de caja de las inspecciones realizadas durante diferentes etapas de cuidado parental de *Amphilophus diquis* (Cichlidae) en Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

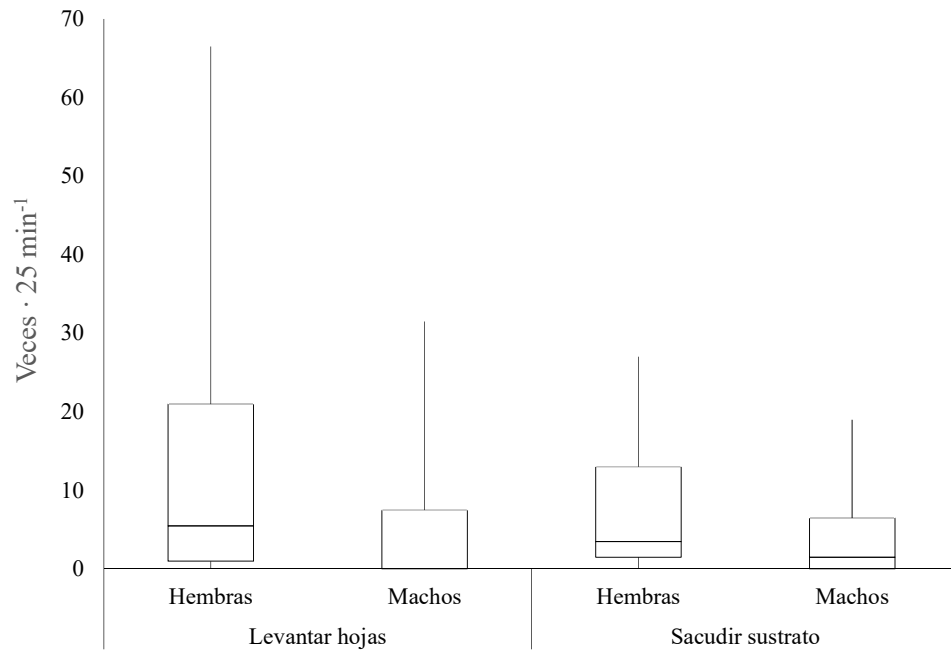


Figura 4. Diagramas de caja de los comportamientos asociados con la ayuda alimenticia de los juveniles durante el cuido parental de *Amphilophus diquis* (Cichlidae) en Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

Comunidad de renacuajos en los charcos a las orillas de la calle aledaña a un bosque secundario y sus posibles implicaciones en conservación*

Juan Ignacio Abarca-Odio¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; jiao24@gmail.com

Resumen: Los charcos temporales son hábitats de suma importancia ecológica, principalmente porque son hábitats muy cambiantes y aislados, fácilmente rastreables que permiten responder preguntas básicas de la ecología. Por otro lado, son fuente de recursos para diversas especies, como es el caso de muchos Anuros cuyas larvas se desarrollan en tales ambientes. Este trabajo evalúa la comunidad de renacuajos en los charcos aledaños a una calle ubicada entre un bosque en regeneración avanzada y un pantano, para comprender mejor las necesidades ecológicas de los mismos y sentar un precedente en su conservación. Se muestrearon 10 charcos determinando la cantidad de individuos por especie de renacuajo, las variables ambientales locales de cada charco, se comparó a los charcos por la densidad de renacuajos en ellos, a los renacuajos por su densidad a lo largo de los charcos y se hizo un CCA para determinar qué variables ambientales determinan la presencia de cada especie en las pozas. Finalmente se discute sobre la comunidad muestreada y se propone una estrategia de conservación para los renacuajos que habitan ambientes similares.

Palabras clave: Anuros, larvas, conservación, micro hábitat, comunidades.

Los charcos temporales que se forman al lado de la calle producto de la lluvia y la escorrentía, son comúnmente considerados parte intrínseca del paisaje e ignorados, sin embargo Blaustein & Schwartz (2001) postulan cuatro razones principales por las que éstos sitios deberían ser estudiados: (1) la efimeridad del hábitat es un problema común en varios otros hábitats aparte de los charcos temporales; (2) los charcos temporales proveen un sistema altamente rastreable para responder preguntas ecológicas básicas; (3) son sitios reproductivos de varias especies de importancia médica y; (4) las comunidades únicas encontradas en éstos charcos necesitan ser protegidas y conservadas.

Siguiendo esa línea, algunas de las preguntas ecológicas a las que se ha dirigido más esfuerzo investigativo tienen que ver con el efecto de factores bióticos y abióticos sobre el comportamiento, las poblaciones y las estructuras comunitarias de los grupos sujetos a hábitats efímeros (Wilbur, 1997; Blau. Se ha determinado que el ciclo de llenado y secado de los charcos, combinado con fluctuaciones en la disponibilidad de recursos provocan cambios complejos en la cantidad y calidad de microhábitats disponibles (Wilbur, 1987; McDiarmid & Altig, 1999; Montealegre-Delgado et al., 2013t). Por ende, uno de los mecanismos más importantes de las variaciones en la abundancia de cada especie es su ámbito de tolerancia a las presiones ambientales que ejerce cada charco (Cantillo-Rodríguez, 2009) y su capacidad para explotar recursos en los microhábitats.

Debido a que los anuros son ectotérmicos, tienen permeabilidad integumentaria y a sus requerimientos ecológicos, son especialmente dependientes de las condiciones ambientales y altamente sensibles a cambios en su hábitat (Castro & Kattan, 1991). Sus larvas, o renacuajos, no son la excepción, y cuando están expuestos a la dinámica de una comunidad cerrada en la que las interacciones bióticas ganan importancia, su reducido ámbito de hogar hace que sean particularmente vulnerables (Vargas & Castro, 2010). Es por esa vulnerabilidad que ha sido importante el estudio del hábitat de los renacuajos, diferenciando cuáles condiciones permiten a cada especie (o ensamble de especies) prosperar.

* El estudiante responsable no concluyó la etapa de revisiones de este informe. Todos los errores y carencias que presente son responsabilidad de quien lo escribe.

Gracias a estudios anteriores, se ha establecido que la depredación, el tamaño de los charcos, el hidroperíodo (tiempo que los charcos tienen agua), la vegetación circundante, entre otros, influyen sobre la composición y estructura de los ensamblajes de renacuajos (Peltzer & Lajmanovich, 2004; Kopp et al., 2006; Hartel et al., 2007; Both et al., 2009; Cantillo-Rodríguez, 2009).; su distribución responde a factores bióticos y abióticos tales como el tamaño y calidad del hábitat, el orden de entrada de las especies a los charcos, la competencia intra e interespecífica, la fluctuación de recursos, la temperatura del agua, el oxígeno disuelto, el pH, la radiación ultravioleta y hasta la acumulación de los productos de desecho, ya que tienen un efecto sobre las tasas de crecimiento y desarrollo, así como la abundancia de cada especie, regulando de alguna manera la dinámica poblacional (Wilbur, 1987; Hayes et al., 1993; Bradford et al., 1994; Duellman & Trueb, 1994; Nie et al., 1999; Kopp & Eterovick, 2006; Altig et al., 2007; Cantillo-Rodríguez, 2009). Toda esta información tiene la posibilidad de combinarse y extrapolarse hacia estrategias de conservación dinámicas que permitan tanto realizar monitoreo sobre las poblaciones como experimentación biológica con las mismas.

El propósito del presente trabajo es evaluar la diversidad y abundancia de los renacuajos con respecto a algunos factores bióticos y abióticos, con el fin de sentar un precedente que impulse investigaciones que pretendan construir charcos ideales para la reproducción de múltiples especies como medio de conservación *in situ*. Se predice que los charcos más grandes y con mayor heterogeneidad de microhábitats soportarán capacidades de carga mayores y permitirán que una mayor diversidad habite en ellos.

Materiales y métodos

El estudio se hizo del 23 de enero al 3 de febrero del 2015 en las cercanías de La Lechería, Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. Éste refugio cuenta con un bosque tropical húmedo secundario, con temperatura promedio anual de 26° C, una mínima promedio de 21° C y una máxima de entre 29° y 32° C. Presenta alta humedad y precipitación anual máxima de 5.500 mm (Lobo & Bolaños, 2005). Se muestrearon los charcos estacionales que se forman al lado de la calle por el efecto de la lluvia y la escorrentía de la montaña; en una calle que se encuentra entre un humedal y un bosque secundario altamente regenerado.

Se recorrió la calle muestreando 10 charcos, a los cuales se les midieron las siguientes variables ambientales: profundidad, largo, ancho, entrada/salida de agua y presencia o ausencia de cobertura boscosa sobre él. Posteriormente se bloquearon las entradas o salidas de agua (cuando las había) con sarán para evitar el escape de los renacuajos. En los casos en que el muestreo se complicó por el tamaño y forma del charco, se usó el sarán para dividirlo en subunidades procurando aislar cada microhábitat disponible; se obtuvo un total de 15 unidades de muestreo. Se pasó una red de captura en forma de “D” 15 veces en cada charco (o subunidad) clasificando los renacuajos capturados en morfoespecies, se anotó la cantidad de individuos por clasificación en cada pasada. Un individuo por morfoespecie fue recolectado en cada charco y preservado en alcohol al 70%, para posibles análisis genéticos posteriores, y llevado al laboratorio, donde fueron identificados a nivel de especie con la clave de Köhler (2011). Siguiendo el método de esfuerzo de captura (Krebs, 1999), se extrapolaron la abundancia de cada especie con el modelo de Leslie & Davis (1939), graficando los datos de captura por unidad de esfuerzo contra el acumulado de capturas por unidad de muestreo. Posteriormente se hicieron pruebas de Friedman para determinar si la densidad promedio (DE) de renacuajos variaba entre charcos o entre especies. Finalmente, un análisis de correspondencias canónicas para determinar cuáles variables ambientales provocan un efecto en la abundancia de cada especie.

Resultados

Se encontró un total de 274 renacuajos pertenecientes a nueve especies distribuidas en dos familias. Las variables físicas de cada charco se encuentran en el Cuadro 1. No se encontraron diferencias entre las densidades de anuros dentro de cada poza ($F=3,803$; $g.L.=14$; $p=0,701$; Figura 1), pero el charco 10 que es

el más largo, mantiene una profundidad ligeramente mayor que 10 cm y está bajo la cobertura boscosa a todo su largo y ancho es el más diverso y el que soporta una mayor número de individuos (Cuadros 1 y 2). Se estimó que había un total de 4002 renacuajos, distribuidos en los charcos como muestra el Cuadro 2. La Figura 2 muestra que la densidad de renacuajos es diferente para cada especie ($F=20,493$; g.L.=8; $p<0,001$), sin embargo *Hypsiboas rosenbergi* y *Smilisca sila* fueron las únicas especies distribuidas en más de tres charcos, por lo que sólo puede hablarse de tendencias para éstas.

Los renacuajos se distribuyeron de forma prácticamente agregada por especie en microhábitats en los charcos con más de una especie (Cuadro 1). Por ejemplo, los renacuajos de *Hypsiboas rosenbergi* estuvieron presentes en todos los charcos en que hubo ranas menos en uno (Cuadro 1), pero los charcos 4 y 10 (dónde fueron más abundantes) presentaron más individuos en las zonas más profundas y con ancho ligeramente mayor de 40 cm (Cuadro 2, Figura 3). Otro caso es el de *Agalychnis callidryas*, *Dendropsophus ebraccatus* y *Leptodactylus poecilochilus* que se encontraron todas juntas exclusivamente en la misma sección del charco 10, con 60 cm de ancho y profundidad ligeramente menor, pero con nulo movimiento de agua (Cuadros 1 y 2). Finalmente, las *Scinax* se encontraron solo en un sitio, que es por mucho el más profundo (Cuadros 1 y 2), con mayor vegetación circundante y menor incidencia solar (obs. pers.); por lo que es probable que si fueran a compartir el sitio con otros grupos de anuros, estarían distribuidos en zonas del charco con características similares a las descritas.

Al analizar el caso de *H. rosenbergi* se observa que alcanzan mayores densidades en charcos largos y angostos, que presentan cobertura boscosa. La profundidad no parece ser tan importante, sin embargo no se encontraron individuos en charcos menos profundos de 7.5 cm ni de más de 11; dado que la mayoría de los charcos analizados presentaron profundidades en ese ámbito, es posible que se subestime la importancia de este parámetro. La renovación del agua (entrada o salida) no tiene mayor impacto sobre la presencia o ausencia de esta especie, sin embargo se observa un aumento en la abundancia cuando el ambiente es cerrado.

Smilisca sila fue más abundante en los charcos 1 y 4, pero en general prefirió sitios sin vegetación circundante, relativamente pequeños (no más de 325 cm de largo ni 44 cm de ancho, excepto el charco nueve, con 127 cm de ancho) y sin salida de agua. La profundidad no parece tener un efecto sobre la abundancia de *S. sila*, pero similarmente a *H. rosenbergi*, los charcos en que se encontró *S. sila* oscilan entre 8 y 11 cm, excepto el charco nueve con 17 cm.

Discusión

A pesar que los charcos no difieren unos de otros según las densidades de renacuajos dentro de ellos (Figura 1), esto probablemente se debe a que la densidad de las especies más generalistas (presentes en casi todos los charcos) es similar a la de las especies encontradas en un sólo sitio, enmascarando las diferencias entre charcos. Por otro lado, las diferencias en las densidades de renacuajos de cada especie (Figura 2) pueden explicarse tanto por las estrategias generalistas usadas por las especies más abundantes, como por las diferencias estructurales y funcionales de cada charco (y sus microhábitats) que generan nichos para las más especializadas (Kluge, 1981; Wilbur 1997; Höbel, 2000; Malone, 2004). El Cuadro 1 muestra que en los charcos de mayor tamaño (divididos en subunidades), los valores biogeoquímicos variaron entre las divisiones (Cuadro 1), generándose microambientes distintos dentro de la misma poza que permiten el establecimiento de diferentes especies. Tal es la diferenciación de los microambientes que se pudieron observar casos como el de las *Scinax* spp. y el de *Agalychnis callidryas*, *Dendropsophus ebraccatus* y *Leptodactylus poecilochilus*, presentes una única sección del sexto y décimo charco respectivamente (Cuadro 2).

Otros mecanismos como modos y patrones reproductivos, cobertura boscosa y tipo de vegetación circundante influyen sobre la escogencia del sitio de puesta por parte de los adultos (Duellman & Trueb, 1994; Cynthia et al., 2005; Kopp et al., 2006; Menin et al., 2006; Wells, 2007; Cantillo-Rodríguez, 2009; Crump, 2015). Hay varios modos reproductivos entre las especies que se encontraron en los charcos,

pero todos usan masas lénticas de agua como sitios de ovoposición, excepto *Smilisca sila* que, según la literatura, sólo oviposita en quebradas (Wells & Bard, 1988; Donnelly & Guyer, 1994; Savage, 2002; Malone, 2004 ; Biggs, 2008; Höbel, 2008; Touchon & Warkentin, 2008).

Una vez generado suficiente conocimiento sobre la historia natural, los requerimientos específicos y ámbitos de tolerancia de cada especie, se debe llevar a cabo una fase de experimentación con charcos artificiales para entender mejor la dinámica poblacional de estos renacuajos (Vargas & Castro, 2010; Dejean et al., 2011; Hernandez & Chalcraft, 2012; Silva et al., 2012; Woodhams et al., 2012). Así pueden determinarse estrategias de conservación, por ejemplo, métodos para facilitar o dificultar la reproducción de algunas especies con el fin de proteger aquellas que se encuentran en peligro (Brand & Snodgrass, 2010; Bellakhal et al., 2014). Una ventaja de estos experimentos manipulativos sobre la experimentación en charcos naturales, es que se puede elegir la forma, tamaño y número de charcos artificiales: un tamaño pequeño facilita la manipulación, mientras que un alto número implica replicabilidad (Persson et al., 1999). Otra ventaja es que se puede evitar la varianza que resulta de la estimación de la abundancia de las especies, ya que en charcos artificiales se puede definir el número de individuos de cada especie que se introducirá inicialmente (Morin, 1998; Blaustein & Schwartz, 2001).

Un ejemplo aplicable es considerando que los machos del género *Hypsiboas* construyen nidos en forma de depresiones en los márgenes de pozas, charcos y lagos, en los que se filtra el agua llenando el sitio de oviposición (Kluge, 1981; Höbel, 2000). Aunque el uso de los nidos es indispensable para el éxito reproductivo de esta especie, pueden usar sustitutos preconstruidos como depresiones en la hojarasca, entre raíces o hasta huellas de ganado si les resulta más sencillo (Höbel, 1999, 2008; Köhler, 2011); por lo que estudiar su adaptabilidad a nidos fabricados podría dar lineamientos para facilitar la reproducción natural de este grupo en charcos artificiales. Otro caso relevante que usa cuencas para reproducirse es *Smilisca sila*, de la que se reporta que construye sus nidos en la orilla de quebradas durante los meses secos (Savage, 2002; Köhler, 2011); sin embargo, en este trabajo se encontró renacuajos en charcos sin caudal alguno, como se esperaría de las larvas del grupo *S. baudinii* (Malone, 2004). Manipular las condiciones de corriente permitiría determinar un ámbito ideal y si existe algún otro factor importante que disponga a estas ranas a reproducirse en ambientes como los estudiados.

El fin de toda esta información debe trascender la generación de conocimiento como tal, ya que la posibilidad de construir charcos ideales es muy factible si se considera un diseño para los caños de las zonas donde la colonización por anfibios sea posible. A pesar de que Golfito no es un sea altamente impactada por el hombre, y que ninguna de las especies dentro de la presente investigación se encuentre en peligro crítico de extinción, se recalca la importancia de este tipo de trabajos en clados tan sensibles como los anfibios, ya que permiten entender y vislumbrar cuáles son los pequeños detalles que pueden tener un gran efectos sobre sus poblaciones. Además, el establecimiento de poblaciones en estos sitios facilitan la investigación con las especies que las adopten, e incluso una metodología similar podría adaptarse para especies focales en casos más específicos.

El tamaño del charco tiene un efecto directo sobre la supervivencia y desarrollo de los renacuajos, ya que entre más pequeño el charco, los renacuajos metamorfosean más rápido y con un menor tamaño con el fin de evitar morir si el charco se seca; en un charco más grande y estable, que permita una mejor y más prolongada explotación de los recursos, las larvas de las ranas permanecerán más tiempo en este estado, acumulando nutrientes y esperando para hacer metamorfosis al tener un tamaño mayor (Montealegre-Delgado, Avendaño-Casadiegos, & Bernal, 2013) . Por otro lado, aunque el mismo charco podría facilitar el establecimiento de depredadores, al ser esta una técnica *in situ* que no se enfoca en ninguna especie, tal depredación se considera natural y es la principal encargada de evitar la sobrepoblación de las ranas en la zona. El charco 10, el más grande y estructuralmente complejo, tiene más diversidad y abundancia (Cuadro 1), lo que puede indicar que un charco grande, perenne y con diversos microhábitats, podría soportar mayor diversidad y abundancia por más tiempo que uno pequeño; permitiendo así un mejor desarrollo de las larvas de anuros que lo habitaran.

De los resultados de la presente investigación se presenta un prototipo de charco ideal que responde a las preferencias de cada especie encontrada (Figura 2 y 3). Cada charco debería construirse sobre el caño, aprovechando la escorrentía de la montaña. Se inicia con una zona de amortiguamiento con vegetación subacuática que reduzca el caudal y regule la entrada al charco. Posteriormente un pozo circular, aproximadamente de 100 cm de diámetro y 40 cm de profundidad, seguido por una recta de aprox. 1.5 m de largo, 15 cm de profundidad y ancho de 60 cm. Lo anterior debe conectarse a secciones similares subsecuentes, a las que se restará 20 cm de diámetro o ancho (según corresponda) respecto a la anterior (Figura 2 y 3). Si hay exceso de escorrentía, el caño funcionaría a modo de corredor biológico permitiendo a los renacuajos llegar al siguiente charco.

Algunos de los parámetros que pueden afectar la escogencia de sitios para las ovoposiciones de las ranas y/o la distribución de los renacuajos dentro del charco fueron medidos imprecisamente debido a la falta de equipo disponible, por lo que se recomienda realizar las siguientes mediciones para comprender mejor los hábitos de esta comunidad: usar un densiómetro cóncavo para medir cobertura boscosa como porcentaje, identificar y medir la vegetación circundante (también sus hojas), medir velocidad de corriente en lugar de entrada o salida de agua; además de incluir otros parámetros como temperatura del agua, profundidad de detritos, temperatura bajo los mismos, pH y O₂ disuelto. Idealmente debería medirse todo esto periódicamente al menos por un año para considerar el efecto de la estacionalidad.

Otro problema que suscitó fue la identificación de los renacuajos. El alcohol usado para la preservación generó un gradiente de presión osmótica que deshidrató a los renacuajos (Gerardo Chaves, com. pers., 2015), haciéndolos perder su forma original y dificultando encontrar el ano y el espiráculo durante la identificación. Se sugiere preservar a los renacuajos en formalina al 10% para que retengan, en la medida de lo posible, su forma original (Heyer et al., 2014).

A modo de conclusiones se recalca que, aunque no fue posible realizar las mediciones adecuadas de algunos parámetros, lo realizado basta para determinar que los renacuajos responden a factores ecológicos manipulables y que manipular éstos factores dentro de pozas artificiales puede dar pie a estudios necesarios para el mejor entendimiento de la herpetofauna y su conservación. En otras palabras, se satisface el objetivo de sentar un precedente y se determina la factibilidad teórica del método. Sin embargo, es necesario retomar los datos con el equipo adecuado y continuar con estudios posteriores ya montadas las charcas, para determinar cuál es su efecto real sobre la población de anfibios y compararlo contra los resultados obtenidos previamente y validar los mismos.

Agradecimientos

A Federico Bolaños y Jeffrey Sibaja por su ayuda en el diseño experimental y análisis estadístico. A Gerardo “Cachi” Chaves por su invaluable ayuda identificando los renacuajos. A Laura Campos por su enorme colaboración durante el muestreo. Jorge San Gil por el plasmado digital de los charcos.

Referencias

- Altig, R., Whiles, M. R., & Taylor, C. L. (2007). What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats. *Freshwater Biology*, 52(2), 386-395.
- Bellakhal, M., Neveu, A., & Aleya, L. (2014). Artificial wetlands as a solution to the decline in the frog population: Estimation of their suitability through the study of population dynamics of Sahara Frogs in hill lakes. *Ecological Engineering*, 63, 114-121.
- Blaustein, L., & Schwartz, S. S. (2001). Why study Ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology*, 47(4), 303-312.

- Both, C., Solé, M., Dos Santos, T. G., & Cechin, S. Z. (2009). The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. *Hydrobiologia*, 624(1), 125-138.
- Brand, A. B., & Snodgrass, J. W. (2010). Value of artificial habitats for amphibian reproduction in altered landscapes. *Conservation Biology*, 24(1), 295-301.
- Briggs, V. S. (2008). Mating patterns of Red-Eyed Treefrogs, *Agalychnis callidryas* and *A. moreletii*. *Ethology*, 114(5), 489-498.
- Cantillo-Rodríguez, A. F. (2009). *Diversidad del ensamblaje de renacuajos de un bosque de galería y su relación con las variables ambientales y estructurales en la Reserva El Caduceo, San Martín, Meta* (tesis de grado). Bogotá, Colombia: Pontificia Universidad Javeriana.
- Castro, H. F. & Kattan, G. H. (1991). Estado de conocimiento y conservación de los anfibios del Valle del Cauca. En: E. Flórez & G. Kattan (eds.). *Memorias Primer Simposio Nacional de Fauna del Valle del Cauca* (Pp. 310-323). Cali, Colombia: INCIVA.
- Crump, M. L. (2015). Anuran Reproductive Modes: Evolving Perspectives. *Journal of Herpetology*, 49(1), 1-16.
- Cynthia, P. D. A., Uetanabaro, M., & Haddad, C. F. (2005). Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 26(2), 211-221.
- Dejean, T., Valentini, A., Duparc, A., Pellier-Cuit, S., Pompanon, F., Taberlet, P., & Miaud, C. (2011). Persistence of environmental DNA in freshwater ecosystems. *PloS one*, 6(8), e23398.
- Donnelly, M. A., & Guyer, C. (1994). Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hyliid frogs. *Oecologia*, 98(3-4), 291-302.
- Duellman, W. E., & Trueb, L. (1994). *Biology of amphibians*. Baltimore, EEUU: Johns Hopkins University Press.
- Hartel, T., Nemes, S., Cogălniceanu, D., Öllerer, K., Schweiger, O., Moga, C. I., & Demeter, L. (2007). The effect of fish and aquatic habitat complexity on amphibians. *Hydrobiologia*, 583(1), 173-182.
- Hayes, T., Chan, R., & Licht, P. (1993). Interactions of temperature and steroids on larval growth, development, and metamorphosis in a toad (*Bufo boreas*). *Journal of Experimental Zoology*, 266(3), 206-215.
- Hernandez, J. P., & Chalcraft, D. R. (2012). Synergistic effects of multiple mechanisms drive priority effects within a tadpole assemblage. *Oikos*, 121(2), 259-267.
- Heyer, W. R., McDiarmid, R. W., & Weigmann, D. L. (1975). Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica*, 100-111.
- Heyer, W. R., Donnelly, M. A., Foster, M., & McDiarmid, R. (Eds.). (2014). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Washington D.C., EEUU: Smithsonian Institution.
- Höbel, G. (2000). Reproductive ecology of *Hyla rosenbergi* in Costa Rica. *Herpetologica* 56(4), 446-454.
- Höbel, G. (2008). Plasticity and geographic variation in the reproductive ecology of gladiator frogs, particularly *Hypsiboas rosenbergi*. *Stapfia*, 88, 329-334.
- Kluge, A. G. (1981). The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* (Boulenger), a nest-building gladiator frog. *Miscellaneous Publications, University of Michigan Museum of Zoology*, 160: 1-170.
- Köhler, G. (2011). *Amphibians of Central America*. Offenbach, Alemania: Herpeton.

- Kopp, K., Wachlevski, M., & Eterovick, P. C. (2006). Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Canadian Journal of Zoology*, 84(1), 136-140.
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological Methodology* (Vol. 620). California, EEUU: Benjamin/Cummings.
- Leslie, P. H., & Davis, D. H. S. (1939). An attempt to determine the absolute number of rats on a given area. *Journal of Animal Ecology*, 8(1), 94-113.
- Lobo, J., & Bolaños, F. (2005). Introducción. En: *Historia natural de Golfito*. Heredia, Costa Rica: Editorial INBio.
- Malone, J. H. (2004). Reproduction in three species of Smilisca from Costa Rica. *Journal of Herpetology*, 38(1), 27-35.
- McDiarmid, R. W., & Altig, R. (1999). *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. Chicago, EEUU: University of Chicago Press.
- Menin, M., Rodrigues, D. J., & Lima, A. P. (2006). The tadpole of *Rhinella proboscidea* (Anura: Bufonidae) with notes on adult reproductive behavior. *Zootaxa*, 1258, 47-56.
- Montealegre-Delgado, X. K., Avendaño-Casadiago, K., & Bernal, M. H. (2013). Efecto del tamaño del hábitat en la supervivencia, desarrollo y crecimiento en recuajos de *Engystomops pustulosus* (Anura: Leiuperidae) y *Rhinella humboldti* (Anura: Bufonidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 53(23), 309–314.
- Morin, P.J. 1998. Realism, precision, and generality in Experimental Ecology. In: Resetarits, W.J., Jr., Bernardo, J., eds. *Experimental ecology: issues and perspectives*. Oxford University Press, New York, pp. 50–70.
- Peltzer, P. M., & Lajmanovich, R. C. (2004). Anuran tadpole assemblages in riparian areas of the Middle Parana River, Argentina. *Biodiversity & Conservation*, 13(10), 1833-1842.
- Persson, L., Byström, P., Wahlström, E., Andersson, J., & Hjelm, J. (1999). Interactions among size-structured populations in a whole-lake experiment: size-and scale-dependent processes. *Oikos*, 87, 139-156.
- Pisani, G. R. (1973). *A guide to preservation techniques for amphibians and reptiles*. Kansas, EEUU: Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- Savage, J. M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. Chicago, EEUU: University of Chicago press.
- Silva, F. R., Oliveira, T. A., Gibbs, J. P., & Rossa-Feres, D. C. (2012). An experimental assessment of landscape configuration effects on frog and toad abundance and diversity in tropical agro-savannah landscapes of southeastern Brazil. *Landscape Ecology*, 27(1), 87-96.
- Touchon, J. C., & Warkentin, K. M. (2008). Reproductive mode plasticity: aquatic and terrestrial oviposition in a treefrog. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(21), 7495-7499.
- Vargas, F., & Castro, F. (2010). Distribución y preferencias de microhábitat en anuros (Amphibia) en bosque maduro y áreas perturbadas en Anchicayá, Pacífico Colombiano. *Caldasia*, 21(1), 95-109.
- Wells, K. D., & Bard, K. M. (1988). Parental behavior of an aquatic-breeding tropical frog, *Leptodactylus bolivianus*. *Journal of Herpetology*, 22(3), 361-364.
- Wells, K. D. (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago, EEUU: University of Chicago Press.
- Wilbur, H. M. (1987). Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology*, 68(5), 1437-1452.

Wilbur, H. M. (1997). Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology*, 78, 2279–2302.

Woodhams, D. C., Geiger, C. C., Reinert, L. K., Rollins-Smith, L. A., Lam, B., Harris, R. N., & Voyles, J. (2012). Treatment of amphibians infected with chytrid fungus: learning from failed trials with itraconazole, antimicrobial peptides, bacteria, and heat therapy. *Diseases of aquatic organisms*, 98(1), 11.

CUADRO 1

Variables fisico-ambientales en cada charco.

Charco	Profundidad (cm)	Largo (m)	Ancho (m)	Volumen (cm ³)	Entrada de agua	Salida de agua	Cobertura boscosa
1	8	183	22	32890	0	0	1
2	9	135	25	30087	1	1	0
3,1	9	68	32	19680	0	0	0
3,2	9	132	28	33195	0	0	0
4,1	11	232	44	113275	1	0	0
4,2	9	307	17	46184	1	0	0
6,1	8,5	850	90	651492	1	1	1
6,3	30	119	66	235396	1	1	1
7	7,5	345	20	51490	1	1	1
8	10	904	36	325475	1	1	1
9	17	325	127	702116	0	0	0
10,1	9	327	25	72761	0	0	1
10,2	11	665	26	186709	1	0	1
10,3	13	912	42	498029	1	1	1
10,4	10	449	66	296340	0	0	1

CUADRO 2

Distribución de la abundancia de renacuajos en los charcos estacionales de la Lechería según el método de esfuerzo de captura.

Familia	Especie	Charco																	Total
		1	2	3,1	3,2	4,1	4,2	5	6,1	6,2	6,3	7	8	9	10,1	10,2	10,3	10,4	
Hylidae	<i>Agalychnis callidryas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	108	108
Hylidae	<i>Dendropsophus ebraccatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	8
Hylidae	<i>Hypsiboas rosenbergi</i>	1	48	17	0	93	28	0	29	0	0	4	25	0	194	1823	210	94	2566
Hylidae	<i>Scinax boulengeri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	53	0	0	0	0	0	0	0	53
Hylidae	<i>Scinax elaeochroa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3
Hylidae	<i>Smilisca baudini</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	244	0	244
Hylidae	<i>Smilisca sila</i>	254	71	34	0	428	105	0	0	0	0	0	0	46	0	0	0	0	938
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus insularum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus poecilochilus</i>	1	0	1	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	51	81
Total		256	119	52	28	521	133	0	29	0	56	4	26	46	194	1823	454	261	4002

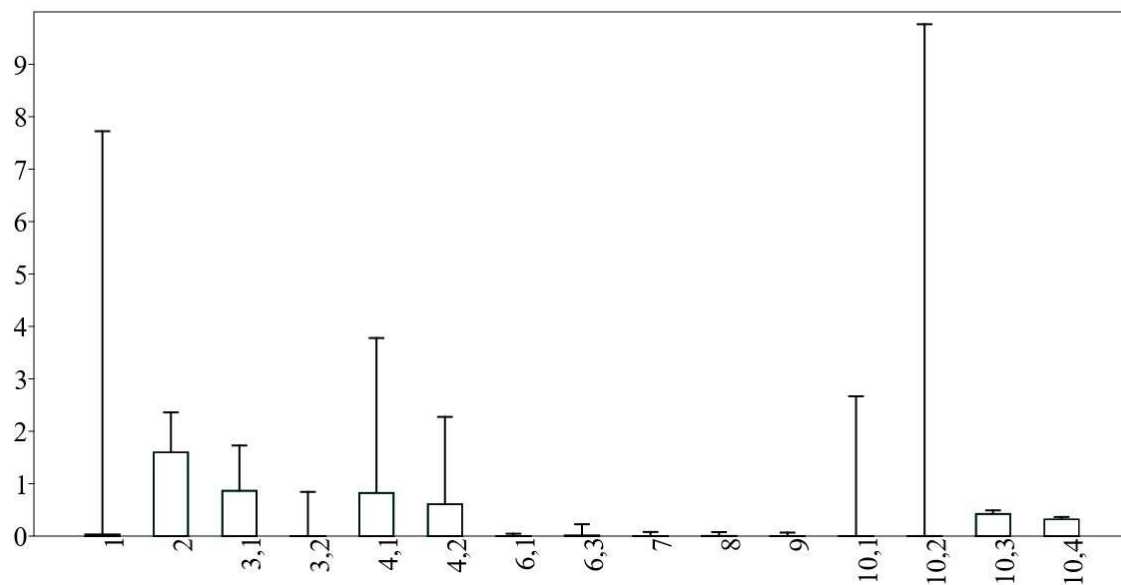


Figura 1. Densidad promedio de todas las especies de renacuajo presentes en cada charco estacional de la Lechería, Golfo.

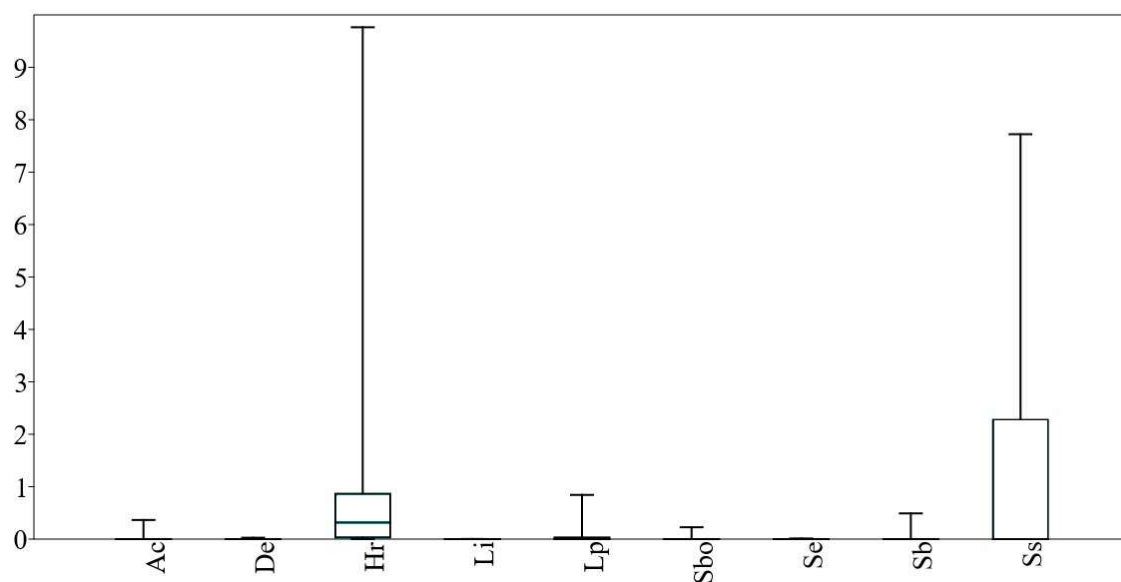


Figura 2. Densidad promedio de renacuajos de cada especie en todos los charcos estacionales muestreados en La Lechería, Golfo.

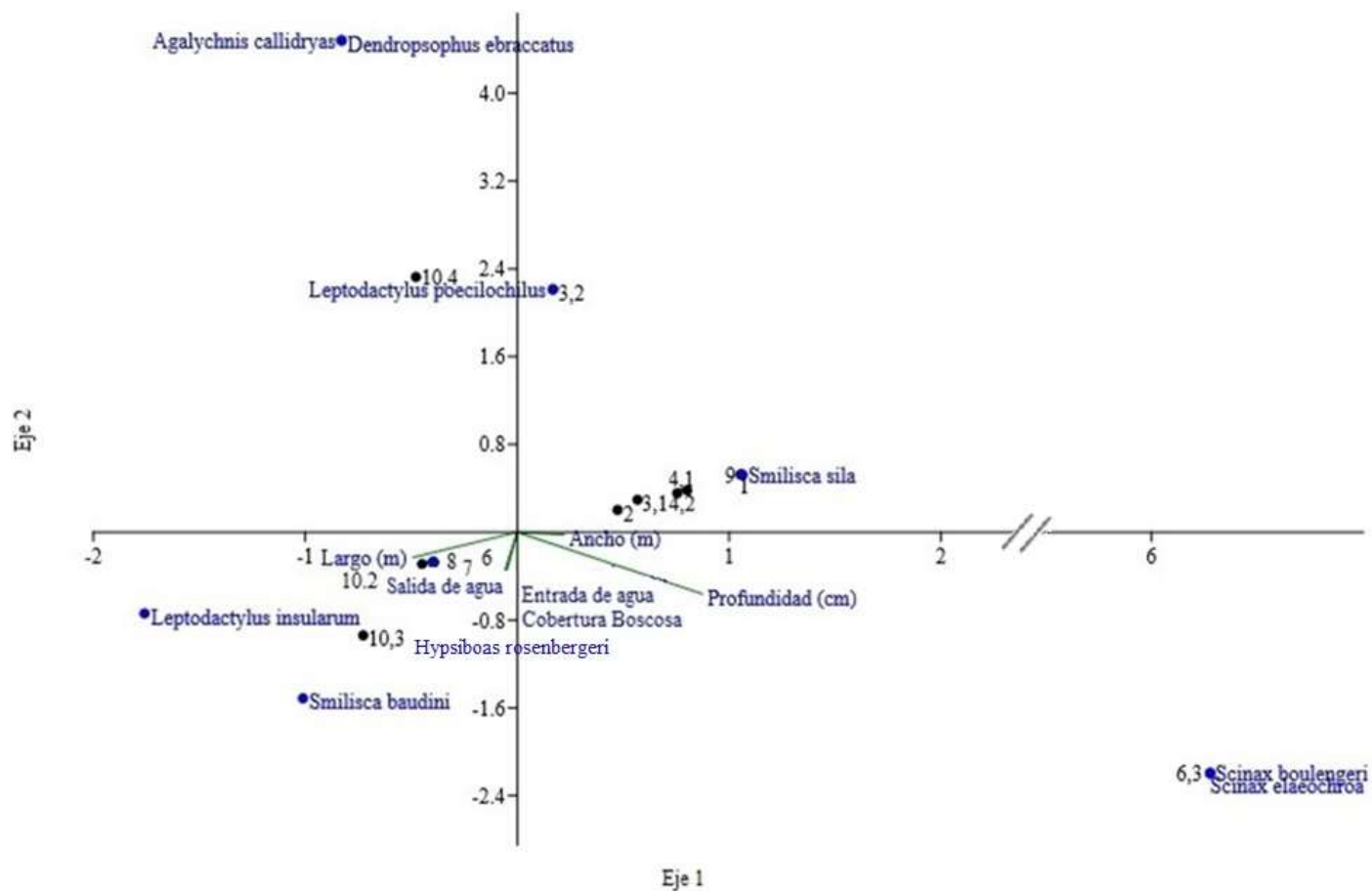


Figura 3. Análisis de correspondencias canónicas para las preferencias de microhábitat de los renacuajos en charcos estacionales en el Naranjal.

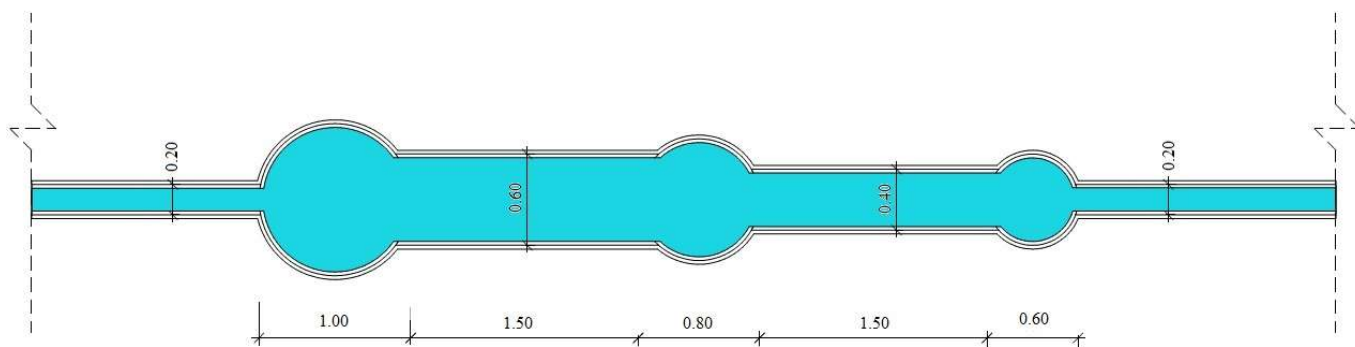


Figura 4. Propuesta de charcos pro conservación de anfibios en la zona de La Lechería, Golfito, Costa Rica. Todas las medidas se presentan en metros. El color azul representa el agua. Vista Superior.

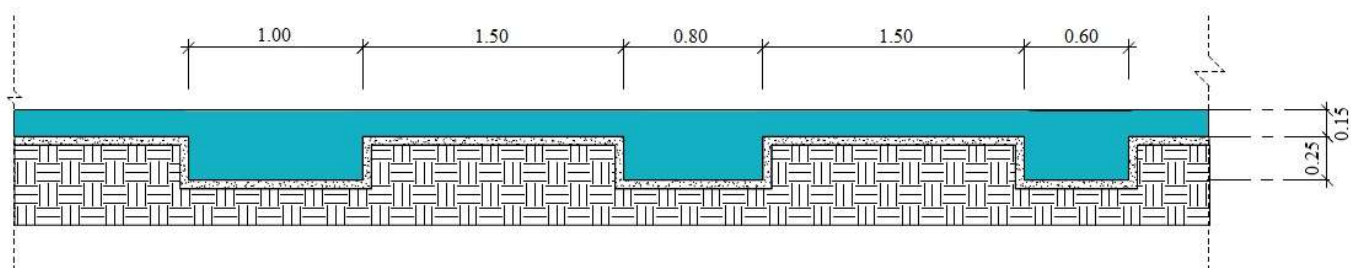


Figura 5. Propuesta de charcos pro conservación de anfibios en la zona de La Lechería, Golfito, Costa Rica. Todas las medidas se presentan en metros. El color azul representa el agua. Vista lateral.

Construcción del nido, comportamiento social e historia natural de *Euglossa cybelia* (Apidae: Euglossini) en Golfito, Costa Rica

Diego Solano-Brenes¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; diegosb04@gmail.com

Resumen. Dentro de la tribu de abejas Euglossini existe una amplia gama de tipos de socialidad y también, varios tipos de nidos. En *Euglossa* se conoce poco acerca de la construcción del nido y tipo de socialidad de las abejas que construyen nidos aéreos. Este trabajo tiene como objetivo describir la construcción del nido, el comportamiento social dentro del nido, parasitoidismo y la historia natural de *E. cybelia*. Se encontraron cinco nidos de *E. cybelia* en el envés de hojas de palmas, en dos de estos se realizaron observaciones acerca de la construcción del nido. En uno de los anteriores, también se cuantificaron los conflictos entre las abejas y las visitas y robos a celdas ajenas. En los nidos restantes se realizaron observaciones de historia natural y parasitoidismo. Se observó que estas abejas son comunales; construcción de dos de los dos nidos involucró al menos a cuatro abejas que llevan resina al nido y participaban en la construcción del involucro. Las celdas fueron construidas individualmente y agrupadas por abeja. Hubo diferencias entre la cantidad de comportamientos agresivos que inició cada abeja, pero no entre los ataques que recibieron. Se encontró que los nidos son parasitados por individuos de *Neotheronia tacubaya* (Ichneumonidae). Las abejas criadas tuvieron un sesgo hacia los machos (18:1). La agresividad de las abejas podría estar determinando la dominancia temporal, pertenencia de celdas e incorporación de nuevas abejas al nido.

Palabras clave. Nidos aéreos, *Neotheronia tacubaya*, agresividad, organización social, fundación del nido.

La socialidad en abejas presenta una gran diversidad de formas de organización, desde la simple agregación de nidos individuales, hasta el complejo comportamiento eusocial que divide las funciones de la colonia por castas (Michener, 2007). También hay abejas con asociaciones menos complejas pero que cohabitan en un nido, como las abejas comunales que colaboran en la construcción del nido pero cada una tiene su propia celda (Michener, 1969, 2007). Las abejas quasisociales que colaboran tanto en la construcción del nido, como en la de las celdas y las semisociales son aquellas que además de colaborar en estos dos procesos, también tienen división de labores (Michener, 1969, 2007).

En la tribu Euglossini (Apidae), la organización social ha sido poco estudiada por la dificultad de encontrar nidos en el campo. Dentro del género *Euglossa* se ha hecho uso de trampas nido para estudiar especies comunales como *E. annectans* (Garofalo *et al.*, 1998) y *E. townsendi* (Augusto & Garófalo, 2004) y especies como *E. carolina* (Augusto & Garófalo, 2011), *E. viridissima* (Boff *et al.*, 2015), *E. melanotricha* (Andrade-Silva & Nascimento, 2012), *E. fimbriata* (Augusto & Garófalo, 2009) que en algunos casos presentan un comportamiento eusocial primitivo. También se ha logrado el estudio en especies con nidos aéreos como *E. hyacinthina* que pueden ser tanto comunales como solitarias (Soucy *et al.*, 2003).

La fundación de los nidos es desconocida en la mayoría de las especies de *Euglossa*. En algunas especies que construyen los nidos en las cavidades, la fundación la realiza una sola hembra y luego se incorporan más abejas al nido (Ramírez-Arriaga *et al.*, 1996; Augusto & Garófalo, 2004). De igual forma, en el nido aéreo de *E. hyacinthina*, la fundación es solitaria (Wcislo *et al.*, 2012).

E. cybelia (Moure, 1968) es una especie distribuida desde Colombia hasta Costa Rica (Roubik & Hanson, 2004). A pesar de su amplia distribución, tanto la fundación como la construcción del nido y su historia natural son desconocidas. Por lo tanto, realizar un estudio detallado de la construcción del nido y del comportamiento social de esta especie durante su construcción, aportará al conocimiento de la

socialidad dentro de este género. Este trabajo tiene como objetivo describir la construcción del nido, el comportamiento social dentro del nido, parasitoidismo e historia natural de *E. cybelia*.

Materiales y métodos

Sitio de estudio: El estudio se realizó en los alrededores de la Quebrada La Gamba, en el límite del Parque Nacional Piedras Blancas, Golfito, Costa Rica (8°40'20.4" N -83°12'8.6" O). Este sector está cubierto por bosque maduro, presenta una precipitación promedio de 5836 mm anuales, con un promedio de 89 días sin lluvia y 276 con lluvia por año; la temperatura anual promedio es de 28.2 °C y la humedad relativa promedio es de 88.3% (Weissenhofer & Huber, 2008). Según Holdridge (1967) este sector se encuentra dentro de la zona de vida bosque tropical húmedo.

Especie en estudio: *Euglossa cybelia* es una especie de la tribu Euglossini que se distribuye de Colombia a Costa Rica, en altitudes entre los 200 y 1600 msnm (Roubik & Hanson, 2004). La información acerca del nido y las hembras de *E. cybelia* es escasa. Construyen nidos aéreos, la longitud promedio de las celdas de crianza es 15 mm, con 10 mm de diámetro promedio y el grosor promedio de 1.2 mm (González *et al.*, 2007). El nido es parasitado por avispa de la familia Eurytomidae (González *et al.*, 2007; Gates, 2009).

Toma de datos: El estudio se realizó del 8 de enero al 2 de febrero del 2015. Durante este periodo se encontraron cinco nidos de *Euglossa cybelia* en distintos estados de construcción (Cuadro 1) en un área aproximada de 2500m².

Construcción del involucro y las celdas: Se realizaron observaciones en dos nidos; un nido fue observado durante cuatro semanas consecutivas desde el inicio de la construcción, mientras que el segundo fue observado durante dos días, pues se encontró al final del periodo de muestreo. La toma de datos involucró observaciones directas, así como filmaciones. Las filmaciones se realizaron con una cámara de video Sony Handycam DCR-SR47. Esta se colocó en un trípode a menos de un metro del nido y se utilizó luz blanca, colocada aproximadamente a 3 m del nido.

Al cerrarse el involucro, se realizaron cuatro aberturas en la superficie este, cortando la cera con un alambre fino caliente (Figura 1A). Posteriormente, para mejorar las observaciones se removió la mayoría del involucro utilizando el mismo método (Figura 1B). Cada día luego de terminar las observaciones, se colocaba la cubierta desprendida y se fijaba con cinta de enmascarar (Figura 1C). Desprender el involucro alteró el comportamiento de las abejas solo luego de las 2:30 pm (Ver resultados).

Comportamiento social: Las observaciones se realizaron durante cinco días (Cuadro 2). Inicialmente, cada abeja fue marcada con esmalte de uñas con un color único para su identificación. Sin embargo debido a la pérdida de las marcas, fue necesaria la remarcación con papeles de colores de 2 x 2 mm. Estos fueron pegados en el tórax con una mínima cantidad de pegamento “Super Bonder” (Figura 1B). Las grabaciones iniciaron aproximadamente a las 8:00 am y concluían a la 1:55 pm.

Se cuantificaron simultáneamente los ataques, visitas a celdas ajenas y robos de material dentro del nido. Estas observaciones se realizaron por periodos consecutivos de cinco minutos (Cuadro 2). En el segundo día, las observaciones de los comportamientos no fueron simultáneos, sino que primero se cuantificaron los ataques, luego las visitas y por último los robos en periodos de cinco minutos con un periodo de descanso de cinco minutos antes de iniciar de nuevo la secuencia de observaciones.

Los ataques se clasificaron como agresiones (ataques donde se sujeten apéndices con las mandíbulas) o peleas (sujetarse con las mandíbulas y forcejear). Se identificó a la abeja agresora y a la agredida en cada caso, la cercanía del ataque a la celda de la abeja agresora (cerca o lejos, siendo cerca sobre la celda de la agresora o 1 cm alrededor de esta y lejos a una distancia mayor que 1cm), la condición de la celda (siendo abastecida, en construcción o cerrada) y la cantidad de abejas dentro del nido en el momento que ocurrió el conflicto.

Una visita se definió como el ingreso de una abeja (al menos la tercera parte del cuerpo) a una celda ajena, mientras que los robos como el acto de retirar parte de la resina de una celda ajena. Las visitas y robos se clasificaron según la presencia o ausencia de la dueña en el nido durante el evento. Para las visitas también se registró el número promedio de hembras presentes durante cada periodo de observación, pues la variación en el número de hembras dentro del nido varió mucho durante los cinco minutos de observación. La dueña de la celda se determinó como aquella abeja que construía la celda y depositaba alimentos en su interior. Estas tareas solo las realizaba una abeja por celda.

Parasitoidismo y otras observaciones de historia natural: Se realizaron observaciones acerca de la presencia y comportamiento de supuestos parasitoides sobre los nidos de *E. cybelia* (Cuadro 1). Luego de concluir con las observaciones en el campo, se colectaron los nidos cerca del atardecer para garantizar la presencia de todas sus ocupantes (uno de los nidos no se colectó porque estaba en proceso de construcción y carecía de celdas) y se mantuvieron en recipientes de plástico durante dos meses con el fin de capturar las abejas y parasitoides que emergieran de estos. Los recipientes fueron tapados con mayas de poro fino (2 mm aproximadamente) cubriendo la entrada para evitar la acumulación de humedad y la aparición de hongos.

Análisis de datos: Se utilizó el paquete estadístico R para realizar todos los análisis (R Development Core Team, 2008). La agresividad de las hembras (número de ataques realizados) se comparó con un análisis de varianza. Se utilizó la transformación $\ln(y+1)$ para normalizar los residuos del modelo. Luego de esto se utilizó la prueba de Tukey para determinar cuáles abejas eran diferentes entre sí. Para este análisis se omitieron los datos en donde se desconocía la condición de la celda ($n=11$). Se realizó otro análisis de varianza para determinar si el número de agresiones recibidas variaba entre las abejas. Igualmente se realizó la transformación $\ln(y+1)$ para normalizar los residuos del modelo. También se realizó una prueba de Wilcoxon de rangos para conocer si los ataques variaban según la distancia a la celda de la abeja agresora.

Para conocer el efecto que tiene el número de hembras promedio dentro del nido (calculado a partir del número de hembras dentro del nido al ocurrir cada visita durante cada periodo de observación), la presencia/ausencia de la dueña de la celda y la interacción entre estas variables, sobre la cantidad de visitas de las abejas a celdas ajenas, se utilizó un modelo lineal generalizado con una distribución de Poisson, con la función link “log”. También para determinar si la cantidad de robos y visitas es independiente de la presencia de la dueña de la celda, se utilizó la prueba chi cuadrado.

Resultados

Los cinco nidos se encontraron en el envés de hojas de palmeras (*Asterogyne* sp., $n=4$; *Geonoma* sp., $n=1$). Todos se encontraron a menos de 10 m del cauce de la Quebrada La Gamba y a menos de 2.1 m del suelo. El área promedio de los nidos en la base es de $41.12 \pm 9.18 \text{ cm}^2$ (\pm DE) y el diámetro de la entrada fue de $0.67 \pm 0.02 \text{ cm}$.

Construcción del involucro: Dos de los nidos se encontraron en una etapa muy temprana de construcción, uno con menos de 24 horas de haber iniciado la construcción y el otro con dos días aproximadamente. En ambos casos, la cubierta consistía en un anillo menor a 2cm y en su interior presentaron acumulaciones de resina distribuidas sobre la hoja y no había celdas (Figura 2A y 2B).

El número de abejas participando de la construcción en esta etapa varió entre cuatro y cinco, ya sea forrajeando resina o construyendo el involucro. Dos días después, el involucro del nido más joven estaba próximo a completarse (Figura 2C). Para el tercer día, el involucro estaba terminado y con una entrada apical (Figura 2D). La dureza y grosor del involucro aumentó conforme avanzaba la construcción.

Construcción de las celdas: La construcción de las celdas inició con una acumulación de resina de aproximadamente 2 cm de largo en lo que posteriormente será el pedúnculo de unión de la masa de celdas a la hoja. La acumulación la realizó más de una hembra e inició antes de que se concluyera el involucro

(Figura 2B), sin embargo la primera celda se construyó luego de que se cerrara. En un 60% de los nidos, el pedúnculo estaba unido a la vena central de la hoja

La construcción y abastecimiento de cada celda fue de forma individual. Todas las celdas se construyeron a partir del montículo. Sin embargo, la resina utilizada no provino solo de este, sino que también tomaron de las acumulaciones depositadas por toda la zona interna del nido y de la resina de otras celdas. La construcción de las celdas inició cavando un agujero en el montículo y colocando la resina extraída en los bordes del agujero, la abeja introducía la cabeza dentro del agujero y dejaba fuera las patas dos y tres con las cuales presionaba la resina y daba origen a las paredes de la celda. La construcción de una celda tardó menos de 24 horas. En cuanto se finalizó la construcción, las abejas iniciaron su abastecimiento con polen y néctar. Cada abeja construyó sus nuevas celdas al lado o sobre sus celdas cerradas, formando grupos de celdas dentro del montículo.

Para cerrar la celda, una abeja alargó sus paredes agregando más resina en los bordes, luego de esto introdujo el metasoma en la celda y comenzó a girar. Simultáneamente, con las mandíbulas y patas, plegó el agregado hacia dentro hasta dejar solo un pequeño agujero, que luego cerró con las mandíbulas.

El número de abejas dentro del nido aumentó durante la construcción de celdas. La cantidad de celdas abiertas coincidió con el número de hembras dentro del nido. Solamente al final del muestreo (21 días luego del inicio del nido), el número de abejas se redujo. La cantidad de celdas construidas durante siete días varió entre abejas. Tres no construyeron celdas nuevas, una construyó una nueva y dos hicieron dos nuevas. Durante los 26 días de muestreo se construyeron en total 32 celdas (28 celdas cerradas y cuatro abiertas). En los otros nidos se contabilizaron 74, 72 y 31. En el nido con más celdas, estas se unían en ciertos puntos al involucre.

Comportamiento social: Se observó un total de 462 ataques durante los cinco días de observación, todos (a excepción de uno) fueron producto de la protección de celdas. De estas, un 84% correspondió a agresiones y un 16% a peleas. De 451 ataques donde se conocía la condición de la celda, el 85% lo realizaron abejas con la celda siendo abastecida y el 15% cuando estaba en construcción, cerrada o carecía de una.

La cantidad de ataques que recibieron las abejas no varió entre ellas ($F_{6, 26} = 0.85$, $p = 0.55$; Figura 3). Se observa una tendencia con respecto a que las abejas dos y siete fueron más agredidas que la cinco, sin embargo por la gran variación en los datos no se notan diferencias estadísticas (Figura 3). Por otro lado, su agresividad sí varió ($F_{6, 24} = 4.08$, $p = 0.006$; Figura 4), pero solo entre la abeja cinco y cuatro (Tukey $p = 0.02$) y la cuatro y tres (Tukey $p = 0.005$). También los comportamientos agresivos fueron más frecuentes cerca de la celda de la abeja agresora que lejos de esta ($z = -3.73$, $p < 0.001$; Figura 5). Los conflictos que fueron iniciados lejos de la celda de la agresora se debieron, en su mayoría, a una apropiación temporal de una celda ajena mientras la dueña estaba fuera del nido. El ataque se dio al regresar la dueña al nido y la usurpadora la atacara. El comportamiento de cuidado a la celda propia varió entre abejas desde casi nulo hasta muy intenso. Además la intensidad de cuidado disminuyó con el tiempo.

Durante los cinco días se contaron en total 901 visitas a celdas ajenas. De estas visitas, el 98.4% fueron insertando la cabeza; solo en el 1.6% se insertó el abdomen. Este último comportamiento solo lo realizaron las abejas 4, 6, y 2. En momentos en que la dueña se encontraba ausente o la cantidad de hembras en el nido era baja, las visitas fueron más abundantes, sin embargo cuando la mayoría de las hembras se encontraban dentro del nido, la cantidad de visitas a celdas con la dueña presente fue mayor ($z = -6.27$, $p < 0.001$; Figura 6). Con respecto a los robos, se contaron en total 115 durante los cinco días. La cantidad de robos fue mayor cuando la dueña de la celda no se encontraba dentro del nido ($\chi^2 = 32.14$, $g.l. = 1$, $p < 0.001$).

Parasitoides y visitantes: En tres de los nidos se observaron individuos de la avispa *Neotheronia tacubaya* (Ichneumonidae; Cresson, 1874) posados sobre el involucre durante todo el día (mayor cantidad aparente de machos que de hembras; Figura 7A). Los intentos de oviposición a través del involucre eran

frecuentes (Figura 7B), pero eran raros a través de la hoja (n=1; Figura 7C). En los nidos con construcción avanzada se encontró un 24% (nido 1), 33% (nido 2) y 0% (nido 3) de celdas parasitadas. Solo una celda presentó 12 individuos de avispa Eurytomidae, el resto contenían individuos de *N. tacubaya*.

En uno de los nidos se criaron dos moscas de la familia Phoridae, pero se desconoce si son parasitoides. También se colectó un individuo de la subfamilia Microgastrinae (Braconidae) visitando un nido. Se encontró una gran cantidad de ácaros caminando dentro de los nidos e incluso, dentro de las celdas cerradas, sobre los cuerpos de las larvas y pupas. En nidos muertos (sin la cubierta y sin hembras, y con la mayoría de las celdas vacías) se encontraron larvas de micro lepidóptera alimentándose posiblemente de la resina.

Otras observaciones de historia natural: De las celdas que no contenían parasitoides se obtuvieron 34 machos y una hembra de *E. cybelia* en el primer nido (n de celdas =74); 23 machos en el segundo y tres hembras (n=72) y un macho en el último (n=31). Las demás celdas contenían restos de inmaduros muertos (14, 14 y 12 respectivamente) o celdas donde el individuo emergió antes de que se tomaran los nidos (8, 11 y 14 respectivamente).

La participación en la construcción y el forrajeo de resina en dos nidos durante periodos distintos es posible en esta especie (n=1). La única agresión observada durante la construcción de la cubierta fue contra esta abeja en el segundo nido en el que participó.

La visita de abejas ajenas al nido es frecuente. Estas abejas robaron resina y posiblemente ovipositaron en celdas abiertas. La visita podía desatar comportamientos defensivos o ser ignorada por las residentes. Por otro lado, fue posible observar el robo de una celda. Este se dio mediante agresión constante a la dueña hasta el abandono, con posterior defensa contra otros individuos.

En los tres nidos más avanzados, se encontraron cadáveres de abejas agrupados (3 a 5) y cubiertos por resina adheridos a la parte interna del involucro en la base del nido (Figura 8). La actividad de las abejas se mantenía hasta entre las 2:30 pm, aproximadamente. Luego de esta hora, la entrada del nido era cerrada con resina. Al cerrar la entrada, los machos de *N. tacubaya* dejaban el nido. Sin embargo, al abrir la entrada, de forma artificial, estos volvían a posarse en el involucro. En el nido en el cual se desprendió el involucro, todas las abejas residentes lo reparaban luego de las 2:30 pm.

Discusión

Construcción del nido: Basado en las observaciones realizadas *Euglossa cybelia* se puede clasificar como una especie comunal, pues varias hembras viven en conjunto dentro del nido, pero la construcción de las celdas es individual (Michener, 1969, 2007). Este tipo de socialidad no es novedoso en la tribu Euglossini; especies como *E. townsendi* (Augusto & Garófalo, 2004), *E. carolina* (Augusto & Garófalo, 2011), *E. championi* y *E. hyacinthina* (Eberhard, 1988), *E. annectans* (Garófalo et al., 1998) y *E. nigropilosa* (Otero et al., 2008) ya se han reportado como comunales. Sin embargo, lo novedoso en *E. cybelia* es la fundación de sus nidos, pues es la primera especie con nido aéreo en donde se ha observado colaboración en su construcción. Se ha reportado en *E. annectans* la participación de dos abejas en la fundación de un nido nuevo dentro de cavidades preexistentes (Garófalo et al., 1998). Estas dos especies difieren, además del tipo de nido, en la cercanía de las celdas de cada cofundadora y el número de abejas que participan en la fundación. En *E. annectans* las celdas de las abejas se encuentran separadas por más de un centímetro, mientras que en *E. cybelia* celdas de distintas hembras están en contacto.

Claramente, en las especies que construyen sus nidos dentro de cavidades preexistentes, la construcción requiere menor inversión de energía en comparación con los nidos aéreos, pues en estos nidos, no se coloca resina en las paredes de la cavidad, solo se requiere este material para las celdas y la entrada (Garófalo et al., 1998; Augusto & Garófalo, 2004). Esto reduce la necesidad de forrajear para obtener este recurso y la necesidad de colaboración entre abejas. En los nidos aéreos, la cantidad de resina necesaria es mayor pues además de las celdas, se debe construir el involucro. En este trabajo se observó

que la construcción del involucro tardó como máximo tres días. Sin embargo, la construcción individual del involucro (de tamaño similar al de *E. cybelia*) en *E. hyacinthina* tardó aproximadamente seis días. (Weislo *et al.*, 2012). La posible disminución en el tiempo de construcción del nido, podría ser un aspecto ventajoso de la colaboración entre las hembras en *E. cybelia*.

El aumento de hembras de cuatro a siete dentro del nido, sugiere que las fundadoras del nido permiten que abejas nuevas se incorporen a este. Este comportamiento se ha reportado en *E. nigropilosa* donde el número de hembras dentro del nido aumenta conforme el nido madura (Otero *et al.*, 2008). Tanto en *E. nigropilosa* como en *E. cybelia* se desconoce qué parámetros escoge la fundadora (o las fundadoras) para permitir el ingreso de una nueva compañera al nido. En *E. townsendi*, *E. fimbriata* y *E. carolina* la incorporación de nuevas abejas es común. En estos casos la fundadora del nido permite que sus hijas permanezcan en el nido y construyan sus celdas (Augusto & Garófalo, 2004, 2009, 2011). La sumatoria de hembras dentro del nido, posiblemente no se deba a reclutamiento de hijas, pues en el periodo de observación, ninguna emergió. Sin embargo, en etapas más avanzadas del nido, no se podría descartar.

Las abejas que abandonaron el nido carecían de celdas abiertas, solamente participaban en la reparación del nido y el forrajeo de resina. Una de estas, era constantemente agredida lo que pudo contribuir con la deserción. La deserción de abejas del nido también se ha reportado en *E. carolina* y *E. melanotricha* (Augusto & Garófalo, 2011; Andrade-Silva & Nascimento, 2012). La deserción de un nido y la incorporación a uno nuevo, se puede deber al bajo éxito reproductivo (reflejado en la baja cantidad de celdas construidas en un periodo de tiempo) o al alto nivel de agresión recibido dentro del primer nido.

Comportamiento social: Al igual que *E. nigropilosa*, los individuos de *E. cybelia* agruparon sus celdas en territorios no delimitados espacialmente, sino por agresividad (Otero *et al.*, 2008). Esto se evidencia con su mayor agresividad cuando se encontraban cerca de su celda. Las agresiones debidas a apropiaciones temporales de una celda ajena podrían ser intentos no exitosos de robos de celdas. Este comportamiento también se ha reportado en *E. carolina* (Augusto & Garófalo, 2011).

La variabilidad en la cantidad de agresiones que recibe una abeja se puede deber a su rango de movimiento dentro del nido. En *E. nigropilosa*, una abeja es agredida cuando ingresa a un territorio ajeno (Otero *et al.*, 2008). Lo mismo ocurre en *E. cybelia*; abejas con mucha movilidad por participar en la reparación del nido, deben atravesar por territorios ajenos, con sus dueñas protegiéndolos, por lo tanto esto facilita el recibimiento de agresiones. Contrariamente, abejas que raras veces se movieron de su territorio fueron menos atacadas en conflictos territoriales.

La agresividad durante el periodo de abastecimiento se puede deber al inminente robo de resina o visitas por parte de las cohabitantes. En este trabajo se pudo observar que en este estado de las celdas son altamente visitadas y frecuentemente les es robado material de los bordes. También, la diferencia de agresividad entre las abejas se puede deber a variación en el esfuerzo por cuidar el territorio. Por ejemplo, una abeja que permitió el ingreso de otras abejas a su celda, presentó un bajo número de agresiones contra sus cohabitantes. Esta abeja presentó un comportamiento similar al de las abejas subordinadas en *E. carolina* y *E. townsendi* donde incluso se permite una posible oviposición en su celda (visitas donde se introduce el abdomen; Augusto & Garófalo, 2004, 2011).

En *E. carolina* se ha reportado que las abejas dominantes utilizan altos niveles de agresión para robar celdas de sus cohabitantes (Augusto & Garófalo, 2011). También en *E. carolina*, *E. melanotricha*, *E. fimbriata* y *E. townsendi* se ha observado que luego de cierto tiempo las abejas dominantes dejan de serlo y son sustituidas por otra abeja dentro del nido (Andrade-Silva & Nascimento, 2012; Augusto & Garófalo, 2004, 2009, 2011). Ambos casos se observaron en *E. cybelia*, donde una de las abejas que mostró un rol dominante hacia sus vecinas, cuatro días después adquirió un comportamiento sumiso, e incluso le fue robada su celda.

A pesar de que se pudo observar este comportamiento dominante, estas abejas solo eran dominantes sobre abejas específicas y en un periodo específico. Esto podría ser un caso de competitividad reproductiva

similar al observado en *Xylocopa sulcatipes*, donde no existe dominancia sino que los individuos compiten por ovipositar dentro de la celda, comiéndose el huevo de la otra abeja y colocando el propio (Stark et al., 1990).

En *E. melanotricha*, *E. fimbriata*, *E. townsendi* y *E. carolina* las visitas a celdas ajenas por las abejas dominantes son para consumir los huevos de las cohabitantes y luego ovipositar (Augusto & Garófalo, 2004, 2007, 2009, 2011;). Sin embargo, en la mayoría de las visitas en *E. cybelia* no hay oviposición, solamente se observó que la abeja introdujo su cabeza dentro de la celda ajena. Una posibilidad es que el recurso que se esté buscando no sea un sitio de oviposición, sino el polen/néctar dentro de la celda. Al igual que con los robos de resina, obtener alimento dentro del nido implica menos forrajeo, como consecuencia se podría estar protegiendo mejor las celdas propias y reduciendo el gasto de energía por el vuelo. Los robos de resina dentro del nido e incluso el robo de resina de la cubierta por parte de una abeja ajena al nido, puede implicar una limitante de este recurso en el medio. En *E. nigropilosa* se determinó que la resina es un factor limitante para la construcción de las celdas (Otero et al., 2008). Esto, se ha especulado, puede ser uno de los factores que podrían estar influyendo en la construcción de nidos comunales en otra especies de *Euglossa* (Otero et al., 2008).

Parasitoidismo: *Neotheronia tacubaya* se ha documentado como ectoparasitoide y endoparasitoide idiobiontes en pupas de mariposas (Gauld, 2006). Este es el primer reporte de esta especie utilizando larvas de Himenóptera como hospederos. Sin embargo, el parasitoide de la familia Eurytomidae y los micro lepidóptera que consumen resina, ya se han reportado en el género *Euglossa* (Eberhard, 1988; Gonzalez et al., 2007; Gates, 2009). Posiblemente el Microgastrinae encontrado dentro del nido sea parasito de las larvas de micro lepidóptera, pues esta subfamilia es muy especializada en este tipo de hospederos (Shaw, 2006).

El porcentaje de parasitismo encontrado por González y compañía (2007) en *E. cybelia* es mucho más alto que el total encontrado en este trabajo (53% vs. 24%), aún más si se compara solo el parasitismo por parte de la familia Eurytomidae (53% vs 1.3%). Una de las hipótesis acerca de la socialidad de estos grupos es la reducción del parasitismo dentro del nido, producto de la presencia continua de abejas (Soucy et al., 2003). El nido que fue encontrado sin involucro fue el que obtuvo la mayor proporción de celdas parasitadas y también una mayor diversidad de parasitoides. Esto sugiere que el involucro también es una barrera contra los parasitoides, lo que podría explicar la construcción de las celdas luego de que este esté concluido.

Otras observaciones de historia natural: En la mayoría de los nidos, la proporción de sexos de los individuos que nacieron de las celdas favorece a los machos. En Bombini ocurre algo similar en etapas tempranas del nido (Griswold et al., 2006). Esta condición es atípica, pues normalmente la proporción sexual es cercana a 1:1, o favorece a las hembras (Gauld & Hanson, 2006). Dentro de *Euglossa*, tanto en *E. hyacinthina* como en *E. dodsoni* existe un sesgo hacia las hembras (Capaldi et al., 2007; Riveros et al., 2009). Se han encontrado posibles razones para el sesgo hacia machos, entre ellas se encuentra un número limitado de machos disponibles para copular (Gauld & Hanson, 2006). Otra razón observada en avispa es que al aumentar el grado de agregación de hembras (oviposición en el mismo hospedero), el sesgo de crías favorece a los machos (Gauld & Hanson, 2006).

La acumulación de cadáveres dentro del nido es un comportamiento completamente nuevo para la familia Apidae. El motivo de este almacenamiento es un misterio. Sin embargo, es posible que estos cadáveres y su posterior cobertura con resina causen el reforzamiento de la base del involucro. La utilización de recursos para reforzar el nido se ha observado en especies de Meliponini con nidos expuestos (Griswold et al., 2006). Las abejas agregan heces, materia vegetal masticado, barro o semillas para reforzar el cerumen (cubierta protectora).

Se concluye que *E. cybelia* al igual que otras especies del género es comunal con la distinción de que la fundación del nido es efectuada por varias hembra. Esta especie presenta una compleja organización

social regulada por la agresión. Esta agresión determina la dominancia temporal de algunos individuos, incluso podría desencadenar la deserción de abejas que, en algunos casos logran incorporarse en otro nido. También, a partir de la agresión se establece la pertenencia de celdas y la aceptación de nuevas hembras al nido. A pesar de ser abejas agresivas entre sí, no contrarrestaron el parasitismo con agresión, por lo que la única defensa contra el parasitismo es el involucro. Además, se reporta por primera vez a *Neotheronia tacubaya* como parasitoide de Hymenoptera. Queda incompleto el conocimiento acerca del por qué la proporción de los sexos de las crías presentó un sesgo hacia los machos y la función del almacenamiento de cadáveres dentro del nido.

Agradecimientos

A Don William Eberhard por localizar el primer nido y proponer el proyecto. También a Mauricio Fernández, Daniel Arauz y José Zelaya por la localización de nidos. Nuevamente a Mauricio Fernández y Don William Eberhard por la orientación en la toma de datos y discusión de los resultados. Y por último a Paul Hanson por la identificación de la abeja y los parasitoides.

Bibliografía

- Andrade-Silva, A. C. & Nascimento, F. (2012). Multifemale nests and social behavior in *Euglossa melanotricha* (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Journal of Hymenoptera Research*, 26(1), 1–16.
- Augusto, S. C. & Garófalo, C. A. (2004). Nesting biology and social structure of *Euglossa* (*Euglossa*) *townsendi* Cockerell (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Insectes Sociaux*, 51(4), 400–409.
- Augusto, S. C. & Garófalo, C. A. (2007). Nidificação de *Euglossa* (*Euglossa*) *melanotricha* Moure (Hymenoptera: Apidae) no solo do Cerrado. *Neotropical Entomology*, 36, 153–156.
- Augusto, S. C. & Garófalo, C. A. (2009). Bionomics and sociological aspects of *Euglossa fimbriata* (Apidae, Euglossini). *Genetics and Molecular Research*, 8(2), 525–538.
- Augusto, S. C. & Garófalo, C. A. (2011). Task allocation and interactions among females in *Euglossa carolina* nests (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Apidologie*, 42(2), 162–173.
- Boff, S., Forfert, N., Paxton, R. J., Montejó, E. & Quezada-Euan, J. J. G. (2015). A behavioral guard caste in a primitively eusocial orchid bee, *Euglossa viridissima*, helps defend the nest against resin theft by conspecifics. *Insectes Sociaux*, 62(2), 247–249.
- Capaldi, E. A., Flynn, C. J. & Wcislo, W. T. (2007). Sex ratio and nest observations of *Euglossa hyacinthina* (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 80(4), 395–399.
- Eberhard, W. G. (1988). Group nesting in two species of *Euglossa* Bees (Hymenoptera : Apidae). *Journal of Kansas Entomological Society*, 61(4), 406–411.
- Garófalo, C. A., Camillo, E., Augusto, S. C., Vieira de Jesus, B. M. & Serrano, J. C. (1998). Nest structure and communal nesting in *Euglossa* (*Glossura*) *annectans* Dressler (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Revista Brasileira de Zoologia*, 15(3), 589–596.
- Gates, M. W. (2009). A new species of *Aximopsis sensu lato* Ashmead (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eurytomidae) parasitic on *Euglossa* spp. (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys*, 174, 165–174.
- Gauld, I. D. (2006). Familia Ichneumonidae. En P. E. Hanson y I. D. Gauld (Eds.). *Hymenoptera de la región Neotropical* (pp.446–487). Florida, EEUU: The American Entomological Institute.

- Gauld, I. D. & Hanson, P. E. (2006). Rasgos biológicos importantes en la evolución del orden Hymenoptera. En P. E. Hanson y I. D. Gauld (Eds.). *Hymenoptera de la región Neotropical* (pp.19-28). Florida, EEUU: The American Entomological Institute.
- Griswold, T., Hanson, P.E. & Alves-dos-Santos, I. (2006). Apoidea: Abejas. En P. E. Hanson y I. D. Gauld (Eds.). *Hymenoptera de la región Neotropical* (pp.734-785). Florida, EEUU: The American Entomological Institute.
- Gonzalez, V. H., Ospina, M., Palacios, E. & Trujillo, E. (2007). Nesting habitats and rates of cell parasitism in some bee species of the genera *Ancyloscelis*, *Centris* and *Euglossa* (Hymenoptera: Apidae) from Colombia. *Boletín Del Museo de Entomología de La Universidad Del Valle*, 8(2), 23–29.
- Holdridge, L. 1967. *Life zone ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Michener, C. D. (1969). Comparative social behavior of bees. *Annual Review of Entomology*, 14, 299–342.
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world* (2nd ed.). Baltimore, EEUU: The Johns Hopkins University Press
- Otero, J. T., Ulloa-Chacón, P., Silverstone-Sopkin, P. & Giray, T. (2008). Group nesting and individual variation in behavior and physiology in the orchid bee *Euglossa nigropilosa* Moure (Hymenoptera, Apidae). *Insectes Sociaux*, 55(3), 320–328.
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.Rproject.org>.
- Ramírez-Arriaga, E., Cuadriello-Aguilar, J. I. & Martínez, E. (1996). Nest structure and parasite of *Euglossa atrovirens* Dressler (Apidae : Bombinae : Euglossini) at Unión Juárez , Chiapas , México. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 69(2), 144–152.
- Riveros, A. J., Hernández, E. J. & Wcislo, W. T. (2009). Nesting biology of *Euglossa dodsoni* Moure (Hymenoptera : Euglossinae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 82(2), 210–214.
- Roubik, D.W. & Hanson, P.E. (2004). *Abejas de orquídeas de la América tropical: biología y guía de campo*. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio).
- Shaw, S. R. (2006). Familia Braconidae. En P. E. Hanson y I. D. Gauld (Eds.). *Hymenoptera de la región Neotropical* (pp.487-525). Florida, EEUU: The American Entomological Institute.
- Soucy, S. L., Giray, T. & Roubik, D. W. (2003). Solitary and group nesting in the orchid bee *Euglossa hyacinthina* (Hymenoptera, Apidae). *Insectes Sociaux*, 50, 248–255.
- Stark, R. E., Hefetz, A., Gerling, D. & Velthuis, H. H. W. (1990). Reproductive competition involving oophagy in the socially nesting bee *Xylocopa sulcatipes*. *Naturwissenschaften*, 77(1), 38–40.
- Wcislo, D., Vargas, G., Ihle, K. & Wcislo, W. (2012). Nest construction behavior by the orchid bee *Euglossa hyacinthina*. *Journal of Hymenoptera Research*, 29, 15–20.
- Weissenhofer, A. & Huber, W. (2008). The climate of the Esquinas rainforest. En A. Weissenhofer, W. Huber, V. Mayer, S. Pamperl, A. Weber & Aubrecht (Eds.). *Natural and cultural history of the Golfo Dulce region, Costa Rica* (pp. 59-62). Austria: Stapfia 88.

CUADRO 1

Tiempo de observaciones y comportamientos registrados en nidos de *Euglossa cybelia* en distintas etapas de construcción y la fecha en que el nido fue encontrado.

Nido	Tiempo de observación (días)	Motivo de observación	Etapas	Fecha de encuentro
1	10	Comportamiento social, construcción del nido, historia natural,	Inicial	09/01/2015
2	9	Parasitismo, historia natural	Avanzado	12/01/2015
3	8	Parasitismo, historia natural	Avanzado	13/01/2015
4	7	Parasitismo, historia natural	Avanzado	26/01/2015
5	2	Construcción del nido	Inicial	02/02/2015

CUADRO 2

Duración de observaciones de comportamientos antagonistas entre abejas *Euglossa cybelia* dentro del nido.

Día	Peñas (h)	Visitas (h)	Robos (h)	Hora de inicio
28/01/2015	5.86	5.86	5.86	08:00
29/01/2015	5.85	5.85	5.85	08:00
30/01/2015	4.97	4.97	4.97	08:30
01/02/2015	5.66	5.66	5.66	08:20
02/02/2015	5.85	5.85	5.85	08:20



Figura 1. Remoción parcial (A) y total (B) del involucro del nido de *Euglossa cybelia* utilizado durante distintos periodos de observación del comportamiento social y de construcción y forma de colocación del involucro luego de concluir las observaciones diarias (C).

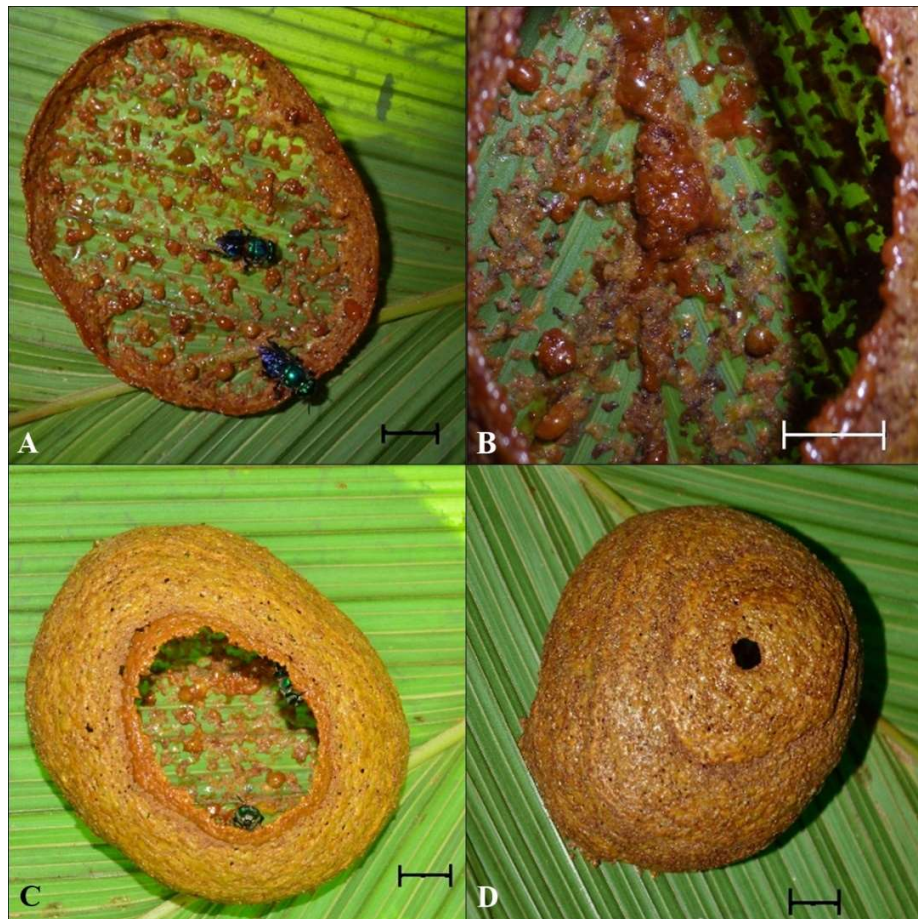


Figura 2. Nido de *Euglossa cybelia* en distintas etapas de construcción. A) etapa inicial de construcción del involucro, B) acumulación de resina en el interior del nido, C y D) etapas finales de construcción del involucro. La escala corresponde a 1 cm.

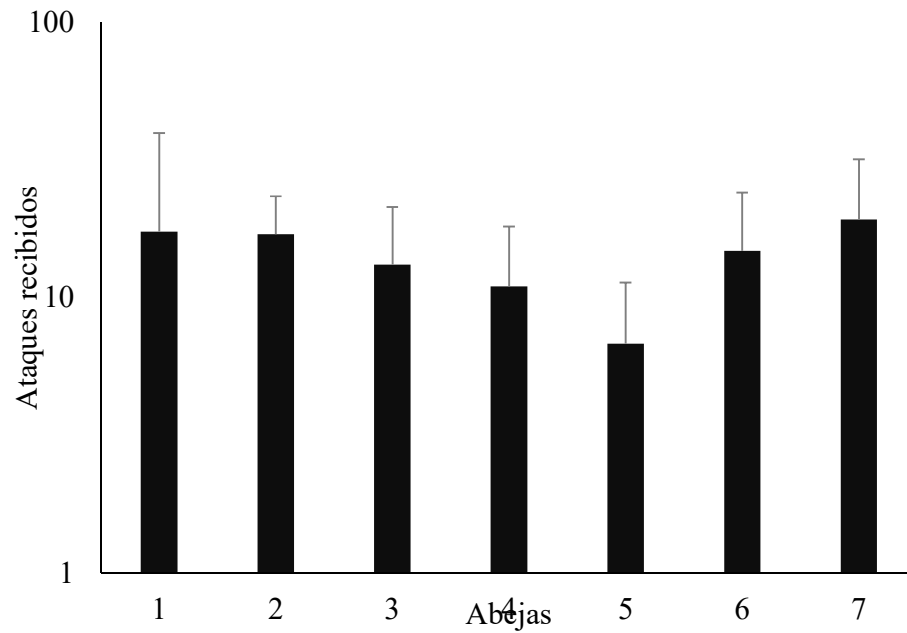


Figura 3. Número de ataques (agresiones y peleas) promedio que recibió por día cada hembra de *Euglossa cybelia* dentro del nido uno. Las barras de error corresponden a desviaciones estándar.

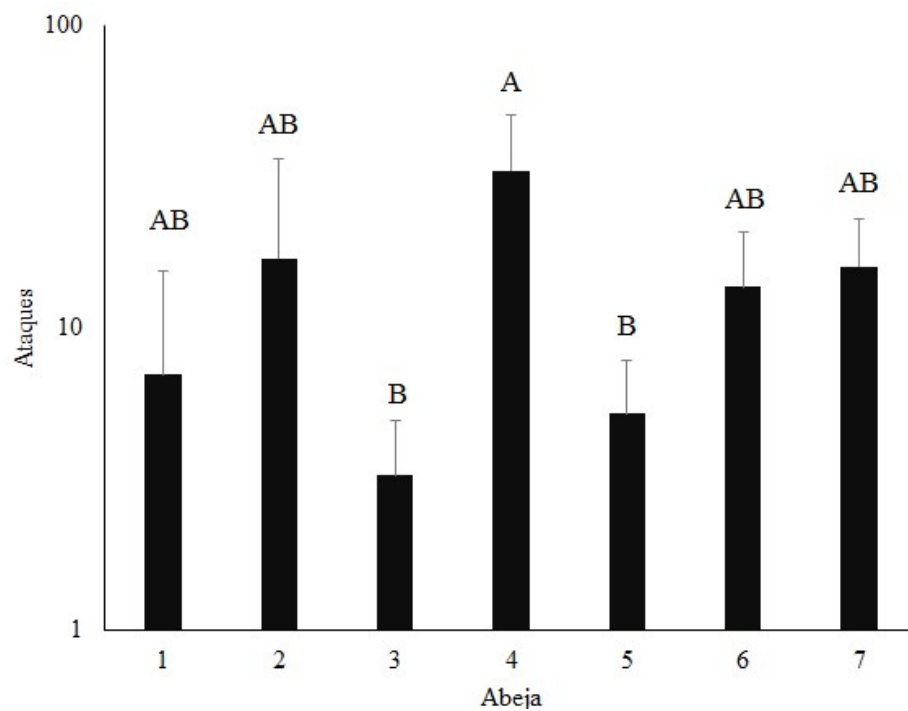


Figura 4. Cantidad de ataques promedio por día (agresiones y peleas) que realizó cada hembra de *Euglossa cybelia* contra cohabitantes dentro del nido. Las barras corresponden a la desviación estándar y las letras sobre las columnas al resultado de la prueba de Tukey.

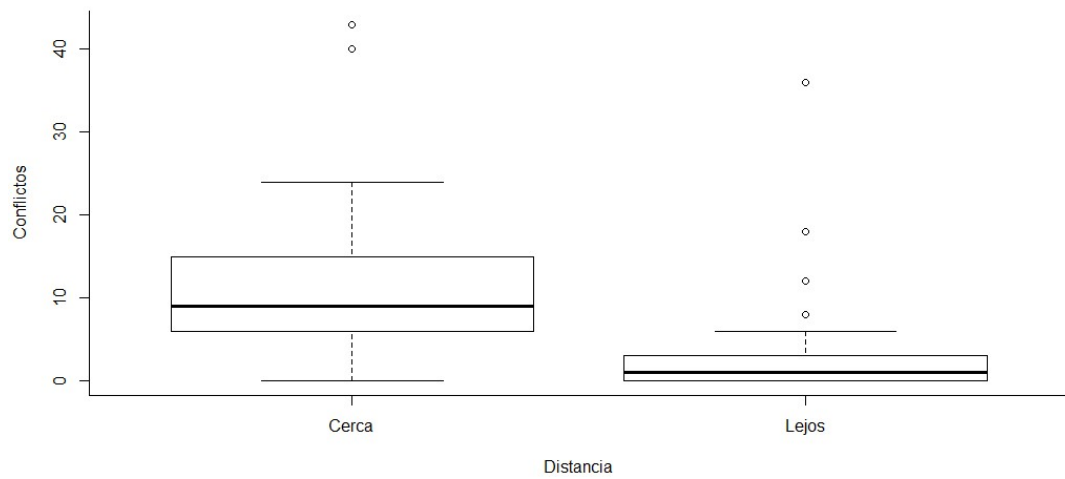


Figura 5. Conflictos que ocurrieron cerca y lejos de la celda de la abeja que inició el ataque dentro de un nido de *Euglossa cybelia*.

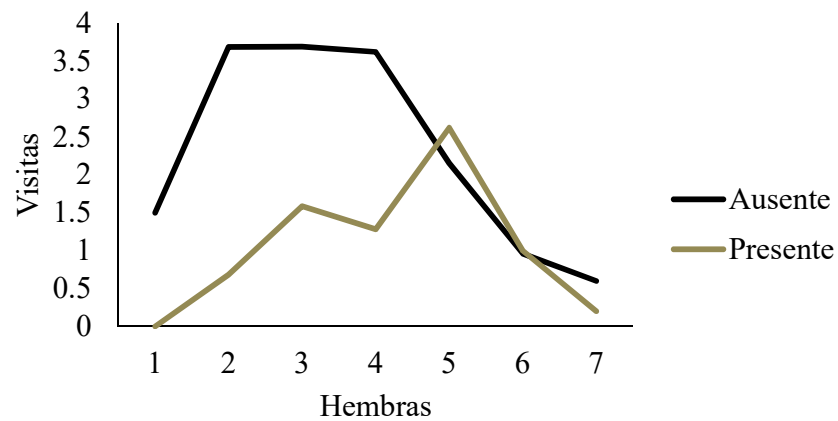


Figura 6. Número de visitas promedio a celdas ajenas por parte de abejas *Euglossa cybelia* según la cantidad de hembras promedio dentro del nido y la presencia/ausencia de la dueña de la celda



Figura 7. Individuos de *Neotheronia tacubaya* en los alrededores de nidos de *Euglossa cybelia*: A) machos posados en la cubierta del nido, B) hembra intentando ovipositar a través de la cubierta y C) a través de la hoja de palma. La escala corresponde a 1 cm .

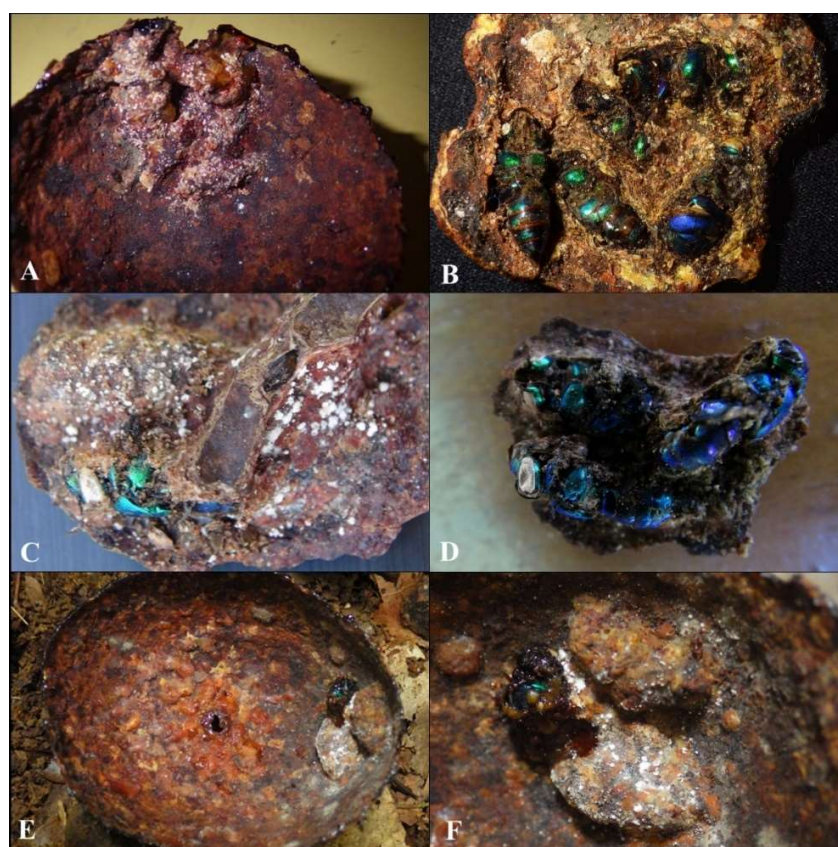


Figura 8. Abejas de *Euglossa cybelia* encontradas adheridas al involucro de nidos y cubiertas total (A y C) o parcialmente (E y F) por resina; además se muestra las abejas luego de retirar la resina (B y D).

Los frutos en descomposición de *Theobroma cacao* (Malvaceae) como recurso importante para la macrofauna en un bosque muy húmedo de Costa Rica*

Noelia Belfort Oconitrillo¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica; noelia.belfort@ucr.ac.cr

Resumen:

Palabras clave: macroinvertebrados, microhábitat, cacaotal, Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito.

Las comunidades de macrofauna pueden estar asociadas a escalas muy finas de hábitat. Por ejemplo, fitotelmata es un tipo de microhábitat acuático localizado en ecosistemas terrestres o semi terrestres como bosques y pantanos. Los organismos acuáticos que en ella interactúan, encuentran bordes definidos que imponen sobre la comunidad una discreción que no se encuentra en otros ecosistemas más complejos (Kitching, 2000). Estudios sobre la biota en pequeñas comunidades terrestres también se ha enfocado en la fauna edáfica y de hojarasca presente en bosques y en sistemas agroforestales relacionando la diversidad de macrofauna con características físico-químicas del suelo y la diversidad florística (Ramírez, 2009; Sáenz, 2011; Rousseau *et al.*, 2012). Sin embargo, otro tipo de microambientes terrestres no se han explorado, por lo que en realidad el número de representantes terrestres de muchos taxones podría estar subestimado.

El cacao es una especie arbórea cauliflora, es decir, las flores aparecen insertadas sobre el tronco o las viejas ramificaciones. Los sistemas agroforestales con cacao (*Theobroma cacao*) se dan especialmente en las tierras bajas húmedas de los trópicos, utilizando otras especies arbóreas que proporcionen sombra. En 1978 los cacaotales fueron afectados por la enfermedad llamada moniliasis, causada por el hongo *Moniliophthora roreri* que ataca únicamente la mazorca o fruto del cacao en cualquier edad, que provocó una disminución drástica de su productividad debido a la pudrición de los granos (Krauss *et al.* 2003). Esto generó una crisis sobre la producción de cacao de Costa Rica, por lo que muchos cultivares fueron abandonados en esa época (Krauss *et al.* 2003). Actualmente dichos cultivares abandonados se encuentran formando parte de bosques en regeneración, donde se continúan produciendo frutos que entran en descomposición rápidamente.

Al estar rodeados de especies arbóreas altas y producir un elemento en descomposición - las mazorcas- que proporciona gran cantidad de nutrientes, es posible que los cultivares abandonados de cacao tengan un gran potencial para ser utilizado como sitio para alimentación, oviposición, crianza y refugio por muchos macroinvertebrados, potencial que no ha sido estudiado. En este estudio se pretende evaluar el potencial de los cacaos en descomposición como recurso valioso para la diversidad de macroinvertebrados del bosque. El principal objetivo de este estudio es describir la diversidad de macrofauna asociada a los frutos de cacao en descomposición de un cultivar abandonado en medio del bosque lluvioso de la zona sur de Costa Rica. Además, se pretende investigar si existe un patrón de distribución de taxones según la posición de los frutos: adheridos a los árboles o caídos en el suelo. Se predice que los frutos que se encuentran caídos en el suelo tendrán asociadas mayor diversidad y abundancia de macroinvertebrados debido a que son de más fácil acceso para diversos grupos, mientras que la colonización de los frutos adheridos a los árboles estará limitada por la capacidad de los organismos para alcanzarlos

Materiales y métodos

*Este informe no fue corregido por la estudiante. Todos los errores y carencias que presente son responsabilidad de quien lo escribe.

Sitio de estudio: El muestreo se llevó a cabo del 26 de enero al 3 de febrero de 2015 en un cultivar abandonado de cacao (*Theobroma cacao*) a orillas de la Quebrada Rancho (8° 40' 14.2''N/ -83° 12' 8.8'' O) localizada dentro del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, Costa Rica. En este sitio la temperatura promedio anual llega a 26°C, con una mínima promedio de 21°C y una máxima de entre 29 y 32°C. La zona presenta alta humedad y la precipitación anual oscila entre 4.500 mm en la parte exterior de la bahía y entre 5.000 y 5.500 mm en la parte interior (Maldonado, 2005).

El cacaotal está delimitado por la quebrada y colinda con un bosque secundario. El dosel en dicho cultivar mide de 8 a 10 m, compuesto principalmente por especies arbóreas como *Otoba* (Myristicaceae), *Vitex* (Verbenaceae) y *Cocoloba* (Polygonaceae). En el sotobosque dominan plántulas de varias especies de palmas (Arecaceae).

En el cacaotal se contaron y marcaron 125 árboles de cacao, ordenados en 19 filas de entre 3 y 11 árboles separados entre sí 2,3(± 0,5) m [promedio(± desviación estándar)]. Aproximadamente un 55% de los árboles contaban con mazorcas aun adheridos a sus troncos o ramas, para conteo total de 223 cacaos.

Descripción del elemento como microhábitat: El fruto de cacao en descomposición se caracteriza por su coloración café oscura y una apariencia húmeda. La capa más externa del fruto se deshace con facilidad y está seguida de otra lámina más interna; el espacio entre estas dos láminas se caracteriza por una textura muy fibrosa. Estas capas rodean el espacio interno que en estado sano estaría lleno de granos, pero en la mayoría de los frutos ya no se encontraban semillas.

Diseño del muestreo y extracción de la macrofauna: Se colectaron 27 cacaos del suelo y 27 cacaos aun adheridos a los árboles a una altura máxima de 4.5 m utilizando una podadora. De inmediato fueron embolsados, etiquetados y trasladados al laboratorio. Una vez en el laboratorio, cada fruto se desarmó y lavó cuidadosamente con abundante agua sobre una bandeja de plástico para eliminar el exceso de materia vegetal y exponer los organismos. Luego se filtró el agua utilizando un tamiz con abertura de malla de 500 µm y lo recolectado sobre éste fue sopeado cuidadosamente al estereoscopio. Todos los especímenes encontrados se conservaron con EtOH 70% en viales etiquetados según el fruto para su posterior identificación en el laboratorio.

La identidad taxonómica se realizó hasta el taxón más específico posible, contabilizando la abundancia de los grupos encontrados. Dentro del filo Arthropoda, los individuos dentro de las clases Araneae, Opiliones, Coleoptera (White, 1983), Diptera (Brown *et al.* 2010), Hemiptera (Schuh & Slater, 1995) e Hymenoptera fueron identificados a nivel de familia utilizando las claves dicotómicas disponibles. Los inmaduros, larvas y pupas se identificaron a nivel de orden. Dentro del filo Mollusca y Annelida únicamente se especificaron las clases.

Resultados

Se contaron en total 1661 individuos, pertenecientes a 8 clases dentro de las que se lograron identificar 20 órdenes y 24 familias (Cuadro 1). En términos generales, el 80% de los organismos encontrados pertenecen a la clase Insecta, seguida por Arachnida (6%) y Entognatha (4%).

En cuanto a órdenes, Hymenoptera fue el más abundante (39%), principalmente por la presencia de colonias de hormigas en algunos frutos. El siguiente orden es Diptera, ya que un 25% de la abundancia de organismos eran larvas. Coleoptera y Entomobryomorpha están representados cada uno por un 4% de los individuos encontrados, mientras que Isopoda y Opiliones están representados cada uno por 3% de la abundancia.

Discusión

El espacio entre las láminas del fruto parece ser un buen sitio de refugio, ya que fue donde más organismos eran encontrados mientras se realizaba el desarme de los frutos. Es posible que la textura

rugosa y fibrosa encontrada entre las láminas, proporcione un espacio apto para ovipositar. De hecho, allí fueron encontradas varias puestas de huevos que no se pudieron asociar con su adulto respectivo.

Parece que los frutos son buscados por las obreras de varias especies de hormigas. Hanson *et al.* (2005) han reportado que se encuentran con frecuencia nidos de *Apterostigma* dentro de frutos secos de cacao en cacaotales abandonados a las orillas de la quebrada La Gamba, en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. Esto podría deberse a que es una fuente de hongos y de otros organismos de los que se pueden alimentar en caso de ser especies depredadoras.

Grupos de organismos como los isópodos y los gasterópodos, generalmente representados por especies acuáticas, también cuentan con representantes terrestres condicionados a altos niveles de humedad para desarrollarse. Al ser un sitio tan húmedo, el bosque que se encuentra a orillas de la quebrada Rancho y en los alrededores del cacaotal, representa un sitio apto para encontrar las contrapartes terrestres de los grupos y mencionados. Además, aunque no se encontró agua empozada en los cacaos, estos parecen almacenar humedad en sus paredes, lo cual es ventajoso. Es por tanto un microambiente atractivo para depredadores, donde el recurso alimenticio al parecer es variado.

Uno de los grupos encontrados que resulta más interesante son los zorapteros (Zorotypidae). Estos son insectos que raramente se encuentran, han sido poco estudiados. Se alimentan principalmente de hifas de hongos y esporas, pero también pueden ser depredadores generales.

Agradecimientos

A Álvaro Picado por colaborar con la recolecta de los cacaos que se encontraban a mayor altura en los árboles del cultivar y a Jeffry Sibaja por el préstamo del tamiz de 500 μm . A Paul Hanson por su disposición para corroborar la identidad taxonómica otorgada a los individuos de la clase Insecta y por proporcionar literatura relacionada. Asimismo, a Josué Corrales (Insecta) y Ricardo Alberto Villalobos (Miriapoda) por colaborar con material de apoyo para la identificación a familia. A Diego Solano e Isler Chinchilla por el apoyo para identificar varios dípteros. A los compañeros del curso por aportar ideas y apoyo emocional. A Federico Bolaños, Mauricio Fernández y Jeffry Sibaja, coordinadores del curso Biología de Campo, por la logística de transporte hasta el sitio de estudio.

Bibliografía

- Hanson, P., J. Weng & J. Lobo. (2005). Las hormigas zompopas. En: Lobo, J. y F. Bolaños (Eds.). Historia Natural de Golfito. INBio, Costa Rica.
- Kitching, R.L. (2000). Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press.
- Krauss, U., M. ten Hoopen, E. Hidalgo, A. Martínez, C. Arroyo, J. García, A. Portuguese & V. Sánchez. (2003). Manejo integrado de la moniliasis (*Moniliophthora roreri*) del cacao (*Theobroma cacao*) en Talamanca, Costa Rica. Agroforestería en las Américas 10: 52-58.
- Maldonado, T. (2005). Características geográficas de la región de Golfito. En: Lobo, J. y F. Bolaños (Eds.). Historia Natural de Golfito. INBio, Costa Rica.
- Ramírez, A. (2009). *Diversidad florística y macrofauna edáfica en plantaciones agroforestales de cacao en Cárdenas, Tabasco*. (Tesis de Maestría). Tabasco, México: Instituto de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas.
- Rousseau, G. X., O. Deheuvels, I. Rodríguez-Arias & E. Somarriba. (2012). Indicating soil quality in cacao-based agroforestry systems and old-growth forests: the potential and soil macrofauna assemblage. *Ecoogical Indicators* 23: 535-543.

Saenz, L. (2011). *Macrofauna y propiedades físico-químicas del suelo en sistemas agroforestales con cacao (Theobroma cacao L.) y bosques secundarios en el sur occidente de Guatemala* (Tesis de Licenciatura). Antigua Guatemala, Guatemala: Universidad de San Carlos de Guatemala.

Somarriba, E. & J. Beer. (1999). *Sistemas agroforestales con cacao en Costa Rica y Panamá. Agroforestería en las Américas.*

CUADRO 1

Abundancia de individuos según su clasificación taxonómica (filo, clase, orden y familia en los casos en que se determinó) tanto en cacaos adheridos a los árboles como en los cacaos caídos en el suelo. Entre paréntesis se especifica cuando no son adultos. NI: no identificado.

Clasificación taxonomica	No. de individuos		
	Árbol	Suelo	TOTAL
Arthropoda: Arachnida	43	51	94
Acari	4	22	26
Araneae	13	7	20
Atypidae	0	1	1
Dipluridae	0	1	1
Gnaphosidae	1	0	1
Salticidae	2	0	2
Salticidae (exhubia)	0	1	1
NI	10	4	14
Opiliones	25	22	47
Caddidae	0	1	1
Cosmetidae	1	0	1
Gonyleptidae	13	1	14
Phalangodidae	0	7	7
NI	11	13	24
Pseudoscorpionida	1	0	1
Arthropoda: Chilopoda	19	17	36
Geophilomorpha	3	2	5
Scolopendromorpha	5	3	8
Inmaduros	10	12	22
NI	1	0	1
Arthropoda: Diplopoda	26	17	43
Polydesmida	25	14	39
Spirobolida	1	3	4
Arthropoda: Entognatha	26	41	67
Entomobryomorpha	26	41	67
Arthropoda: Insecta	346	989	1335
Blattodea (ninfa)	5	12	17
Blattodea (ooteca)	3	0	3
Coleoptera	63	11	74

Artematopodidae	0	1	1
Curculionidae	46	3	49
(Scolytinae)			
Ptiliidae	1	0	1
Scydmaenidae	1	0	1
Silphidae	2	0	2
Staphylinidae	13	7	20
Coleoptera (larva)	12	32	44
Diptera	3	8	11
Culicidae	1	0	1
Hybotidae	1	0	1
Sciaridae	1	5	6
NI	0	3	3
Diptera (larva)	50	368	418
Diptera (pupa)	23	61	84
Hemiptera	14	9	23
Aradidae	1	0	1
Cicadellidae	0	1	1
Fulgoridae	2	3	5
Miridae	1	0	1
NI	10	5	15
Hymenoptera	161	482	643
Ceraphronidae	1	0	1
Formicidae (larva)	30	50	80
Formicidae (obrera)	84	342	426
Formicidae (pupa)	46	90	136
Isoptera	1	0	1
Lepidoptera (larva)	1	1	2
Orthoptera	2	1	3
Gryllidae	2	1	3
Thysanoptera (ninfa)	2	0	2
Zoraptera	2	0	2
Zoraptera (ninfa)	4	4	8
Arthropoda:	12	44	56
Malacostraca			
Isopoda	12	44	56
Annelida: Clitellata	0	12	12
Mollusca: Gastropoda	5	13	18
TOTAL	477	1184	1661

¿Los frutos inmaduros influyen en la atracción de polinizadores? El caso de *Conostegia subcrustulata* (Melastomataceae), su biología floral y de polinización*

Katherine Bonilla-Badilla¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; kia.2604@gmail.com

Resumen: La familia Melastomataceae posee una gran diversidad, pero existe muy poca literatura acerca de la polinización de las especies. En esta familia en general, la polinización se da “por zumbido” por parte de abejas. En este trabajo se realizó un análisis descriptivo de la antesis y sistema de polinización en la especie *Conostegia subcrustulata*, ya que no existe información alguna de esta especie. La atracción de los polinizadores por parte de las estructuras florales es bien conocida en muchas especies. Sin embargo, poco se sabe acerca del papel que pueden estar cumpliendo otras estructuras de la planta, como los frutos y su atractiva coloración. En este trabajo, se probó la hipótesis que el color rosado de los frutos inmaduros tiene una función en la atracción de polinizadores, debido a que coexisten con las flores y son del mismo color que éstas. Se realizó un experimento que consistió en registrar la cantidad de visitas a las inflorescencias cuando éstas conservaban sus frutos y al día siguiente, después de la remoción manual de éstos para determinar si la presencia de frutos inmaduros tiene efecto en la atracción de polinizadores. Además, se registró la cantidad de flores de cada inflorescencia como una covariable. Se encontró que las flores permanecen abiertas alrededor de 12 horas y la polinización es por zumbido por parte de abejas, al igual que muchas especies reportadas en la familia. *C. subcrustulata* no es autocompatible. Las visitas no están afectadas por la presencia o no de los frutos inmaduros, pero la cantidad de flores en una inflorescencia tuvo un efecto positivo en la cantidad de visitas.

Palabras claves: antesis floral, polinización por zumbido, tasa de visitación, atracción floral.

La familia Melastomataceae es la séptima más grande dentro de las plantas con flor, con alrededor de 166 géneros y 4500 especies, de las cuales 3000 especies en 106 géneros son neotropicales (Renner *et al.* 2015). A pesar de ser tan diversa en cuanto a especies, sólo reporta alrededor del 2% de las especies con observaciones de polinización (Renner, 1989; Santos *et al.* 2012).

La familia se caracteriza por tener flores actinomorfas, que usualmente se desarrollan en inflorescencias cimosas (Renner *et al.*, 2001). La mayoría de las especies reportadas tienen flores hermafroditas con anteras poricidas (con poros para la salida del polen) y presentan hercogamia marcada (estambres espacialmente distantes del estigma), que favorecen la alogamia o polinización cruzada (Renner, 1989; Varassin *et al.*, 2008); aunque también hay muchas especies apomícticas y autocompatibles (Renner, 1989; Franco *et al.* 2011; Santos *et al.* 2012).

El mecanismo de polinización en muchas de estas plantas requiere que las abejas extraigan activamente el polen de las anteras, en un comportamiento llamado "polinización por zumbido" (Buchmann, 1983; Proenca, 1992; Harter *et al.* 2002). Debido a que el polen se encuentra oculto en la antera, el visitante floral produce vibraciones con los músculos de vuelo indirectos, a alta frecuencia, para lograr la agitación del polen y que éste salga expulsado por el poro (Roubik, 1989). Éste se considera un mecanismo altamente especializado entre la abeja y la flor; y se estima que alrededor del 60% de las especies de angiospermas con anteras poricidas son polinizadas por zumbido. (Buchmann 1983).

En cuanto a la atracción de los polinizadores a las estructuras florales, se ha interpretado que el color de éstas es una adaptación que permite a la planta indicar su presencia al polinizador (Waser & Price, 1981). Se ha estudiado bastante la relación entre el color de éstas y la preferencia del polinizador en la

* El estudiante responsable no concluyó la etapa de revisiones de este informe. Todos los errores y carencias que presente son responsabilidad de quien lo escribe.

búsqueda de su alimento (Waser & Price, 1981; Jones & Reithel, 2001; Bradshaw & Schemske, 2003). Y se ha concluido, para el caso de abejas y colibríes, que tienen preferencia a visitar flores de ciertos colores, sobre otros que han surgido en la planta por mutación. Sin embargo, poco se sabe acerca del papel que puede estar cumpliendo la coloración llamativa de los frutos en la atracción de posibles polinizadores.

Conostegia subcrustulata (Beurl., 1871) es un caso particular dentro de la familia, ya que sus frutos inmaduros son de color rosado. Estos frutos se desarrollan en la inflorescencia mientras las flores aún se desarrollan, lo que permite que ambas estructuras coexistan temporalmente en la misma inflorescencia. Dado que los frutos inmaduros tienen una coloración llamativa muy similar al de los sépalos de las flores, se sugiere que éstos pueden tener alguna función en la atracción de polinizadores. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo es describir la biología floral y la biología de la polinización de *C. subcrustulata*, y determinar si los frutos inmaduros de colores llamativos tienen un papel en la de atracción de polinizadores en esta especie.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio.: El estudio se realizó del 27 de enero al 3 de febrero del 2015 cerca del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (RNVG) en la provincia de Puntarenas, Costa Rica (8.645° N, 83.174° O), en un parche que está en regeneración desde hace aproximadamente cinco años por parte del Ministerio de Ambiente, Energía y Telecomunicaciones (MINAE). Esta zona presenta bosque tropical húmedo, ubicado entre los 5 y 190 msnm, con una precipitación anual entre 3000-5000mm (Maldonado, 2005). Las observaciones sobre la biología floral y la biología de la polinización se hicieron de las 05:00h a las 12:00h y de las 14:00h a las 16:00h, y la prueba experimental para determinar la función de los frutos inmaduros se realizó de las 06:00h a las 12:00h.

Especie de estudio: El género *Conostegia* (subfamilia Miconieae) se distribuye naturalmente en el Caribe, México, Centro América, el norte de los Andes y Brasil, con alrededor de 40 especies (Wanntorp *et al.*, 2011). En Costa Rica se han reportado 26 especies, entre ellas *C. subcrustulata* que es un arbusto de 1 a 3 metros de alto. Se encuentra principalmente en áreas abiertas, orillas de caminos y bordes de bosque, desde bosque seco hasta muy húmedos, pluvial y nuboso, de los 0 a 1200 m (Kriebel & Umaña 2007). Presenta durante todo el año inflorescencias cimosas terminales, de 10-20 cm de largo con flores rosadas de 1 cm de ancho y anteras amarillas, frutos inmaduros de color rosado y maduros de color morado oscuro (Wanntorp *et al.*, 2011).

Biología floral: Se trabajó con cuatro plantas de *C. subcrustulata* ubicadas en tres parches, distanciados a no más de 100 m entre sí. Se registró el momento en que las botones abrían sus pétalos, la senescencia de las flores, cuánto tiempo duraban las flores en las plantas y la posición de los pétalos a lo largo del día.

Biología de la polinización: Se observaron e identificaron los visitantes florales en 22 inflorescencias, de las cuatro plantas mencionadas. Cada inflorescencia fue muestreada durante dos días consecutivos. Por día se observaban 5 inflorescencias, cada una durante 5 minutos con el método de observación focal y de manera secuencial. Terminada esta serie de observación, se hacía un receso de 5 minutos, por lo que se repetía la observación de cada inflorescencia cada media hora, durante 6 horas de la mañana. De este modo, se realizaban observaciones de cada una, por 60 minutos cada día. De cada visitante, se registró la hora de llegada, la frecuencia de flores visitadas y de visitantes a las inflorescencias, durante 6 horas en la mañana. Para probar si existe la capacidad de autopolinización en la especie, se marcaron 10 flores de varias inflorescencias en sólo una planta y se enmallaron por 3 días, para evitar polinización por parte de sus visitantes.

Función de frutos inmaduros: Se trabajó con las 22 inflorescencias mencionadas anteriormente. Se seleccionaron de manera que tuvieran tanto flores como frutos inmaduros. Se realizó un muestreo pareado en cada inflorescencia durante dos días consecutivos. El primer día, se observó la inflorescencia en su estado natural; el segundo día se aplicó un tratamiento, que consistió en remover de manera manual

todos los frutos inmaduros de las inflorescencias en observación y antes de iniciar las mismas. Se realizó de esta manera para obtener datos de dos tratamientos: inflorescencias con frutos y sin frutos.

Las inflorescencias se muestrearon de la manera en que se expone en la sección anterior. Se realizó 60 minutos de observación para cada inflorescencia en cada día de tratamiento. Las observaciones consistieron en anotar, según morfoespecie del visitante floral, la cantidad de flores visitadas y la cantidad de visitantes a la inflorescencia.

Análisis estadístico: Con el fin de determinar si la cantidad de visitas florales varió según el tratamiento o entre las inflorescencias, se utilizó un Modelo Lineal Generalizado con distribución Poisson, usando como variables dependientes cantidad de flores visitadas por inflorescencia y la cantidad de visitantes por inflorescencia, y como covariable, la cantidad de flores de la inflorescencia, pues variaban entre los dos días de tratamiento.

Resultados

Biología floral: Las flores de *C. subcrustulata*, en su mayoría, abrían antes del amanecer (entre las 4:00h a 6:00h), y cerraban aproximadamente a media tarde (entre las 14:00h a las 16:00h). En el botón, los pétalos están insertados de forma vertical sobre el hipanto. Conforme la flor comenzaba a abrir, los pétalos se movían de manera gradual hasta quedar en un plano perpendicular con el hipanto, lo que permitía que las anteras quedaran completamente expuestas. Alrededor de media mañana, las anteras se comenzaban a tornar de color rojizo. Alrededor de las 16:00h, los pétalos volvían a su posición inicial similar al botón, donde se marchitan. Los pétalos permanecían unidos al hipanto aún días después de la antesis. Las flores marcadas no presentaron autopolinización, ni agamospermia ya que a los tres días, las flores estaban marchitas, tanto los pétalos, el hipanto y el ovario.

Biología de la polinización: Se registraron 6 especies de abejas visitantes de las flores: dos especies de la familia Halictidae: ambas de la subfamilia Halictinae y cuatro especies de la familia Apidae: *Trigona* sp. de la subfamilia Meliponinae, una especie de *Bombus* y dos especies de *Euglossa* de la subfamilia Bombinae. A excepción de *Trigona* sp., las otras especies encontradas presentaron el comportamiento de zumbido en las flores para extraer el polen. Las abejas se sujetaban con las patas y colocaban el vientre sobre las anteras, produciendo la vibración o agitación de su cuerpo y de la flor.

La especie 2 de Halictinae fue la que se mostró más activa, con mayor cantidad de flores visitadas, y del mismo modo, mayor cantidad de visitas a las inflorescencias, seguida de la otra especie de Halictinae y *Euglossa* sp 2. Las otras especies mostraron poca visitación. Los periodos de mayor visitación se comprenden durante las 9:00h y 11:00h (Figura 1).

Función de frutos inmaduros: La presencia de frutos inmaduros no provocó mayor cantidad de flores visitadas ($\chi^2 = 0.80$, g. l.=1, $p=0.37$). Sin embargo, la cantidad de flores visitadas se vio relacionada positivamente con la cantidad de flores que poseía la inflorescencia ($\chi^2=17.34$, g. l.=1, $p<0.0001$). Además, se encontró que las inflorescencias difirieron en la cantidad de flores visitadas ($\chi^2=141.96$, g. l.=21, $p<0.0001$; Figura 2).

La cantidad de visitantes por inflorescencia no está relacionada con la presencia de frutos inmaduros en la inflorescencia ($\chi^2=0.40$, g. l.=1, $p=0.52$), ni con la cantidad de flores que ésta tenga ($\chi^2=0.26$, g. l.=1, $p=0.61$). Además, que las inflorescencias difirieron en la cantidad de visitantes a las inflorescencias ($\chi^2=52.82$, g. l.=21, $p<0.0001$; Figura 2).

Discusión

Biología floral: *C. subcrustulata* es una especie que presenta hercogamia, y según los resultados, no se autopoliniza, lo que sugiere que se está dando un sistema de polinización cruzada. Aunque aún no se conoce, ni se probó en este estudio si existe fecundación exitosa entre polen y óvulos de la misma planta. Además, se trabajó con un tamaño de muestra muy bajo, por lo que el resultado no es lo

suficientemente confiable. Uno de los pocos estudios en este tema que se han realizado en el género, es con *C. macrantha*, en Monteverde, Costa Rica, y también mostró la existencia de sistemas de autoincompatibilidad (Lumer, 1982). En general, para la subfamilia Miconieae, se encuentran reportados casos de sistemas autoincompatibles, principalmente en el género *Miconia* (Goldenberg & Shepherd 1992; Santos *et al.* 2012).

Una característica importante de destacar es el cambio de coloración que sufrieron las anteras, hacia un tono rojizo, luego de las continuas visitas de las abejas. Algunos estudios demuestran que el cambio de color en las flores después de la llegada de los polinizadores a la planta, trabaja como una señal para disminuir su interés a visitar dichas flores que tienen poco valor reproductivo (Niesenbaum *et al.*, 1999; Oberrath & Böhning-Gaese, 1999; Ida & Kudo, 2003). Larson & Barrett (1999) encontraron que cambios de coloración en las anteras en *Rhexia virginica* (Melastomataceae), provocados por la edad de la flor, causaron una disminución en el número de visitas a flores por parte de abejas del género *Bombus*. En el caso de estudio, dado que las abejas tienen escasa o nula visión del color rojo (Roubik, 1989), es posible que el cambio de amarillo a rojo que experimentan las anteras las vuelva menos atractivas y esto favorezca la polinización de flores que aún no han sido polinizadas.

Biología de la polinización: La variación en cuanto a los picos de visitación de las abejas (número de visitas a inflorescencias y flores) en *C. subcrustulata* puede atribuirse al comportamiento de forrajeo propio de cada especie. En el caso de Halictidae, se ha estudiado en muchas de sus especies, la variación que existe en los periodos de forrajeo, que comprenden desde algunas horas en la mañana, tarde, o lo largo de todo el día (Barrows, 1976). Además, se ha relacionado que el comportamiento de muchos polinizadores depende de factores atmosféricos como la temperatura, la humedad, la velocidad del viento y la radiación solar, además de otras variables microclimáticas (Willmer 1982; Roubik, 1989; Kevan, 2005). Lo anterior, puede explicar las diferencias encontradas en los periodos de visitación de las diferentes especies de abejas visitantes.

La polinización en *C. subcrustulata* se da por vibración o zumbido. Según la alta frecuencia de visitación, junto con el comportamiento que mostraron las especies de la familia Halictinae, y en menor medida una especie de *Euglossa*, indica que son especies polinizadoras efectivas de esta planta. Contrario a las otras especies reportadas, que contribuyeron muy poco en la visitación observada, por lo tanto en la polinización efectiva. Además, la especie *Trigona* no presenta el comportamiento de zumbido, y dada su baja frecuencia de visitación, sugiere que no es una especie polinizadora. Otros géneros de abejas tropicales polinizadoras que se han reportado en la literatura para esta familia de plantas son *Xylocopa*, *Melipona* y *Augochloropsis* (Renner, 1989). Estas especies, por distribución, podrían estar en el sitio de estudio, sin embargo, no se encontraron, lo cual indica que no se observó una lista completa.

La presencia de anteras poricidas, que conducen a la polinización por zumbido, es un rasgo que le brinda ventajas a la planta, pues evita la pérdida de polen debido a la recolección por parte de muchos animales no especializados en su polinización (Proença, 1992, Franco *et al.*, 2011). Se estima que un 60% de especies de angiospermas con anteras poricidas son polinizadas por zumbido (Buchmann, 1983). La colecta de polen por zumbido es un ejemplo de comportamiento modificado en abejas (Roubik, 1989). Las abejas se adhieren particularmente a las anteras mientras hacen vibrar sus músculos de vuelo (Roubik, 1989). Durante este proceso, el polen es expulsado por las puntas de las anteras y queda atrapado en los pelos de la superficie del cuerpo de la abeja (Buchmann 1983). A pesar de las pocas medidas que se han hecho, se estima que la vibración que realizan las abejas es de alrededor 4-5 kHz y su duración varía entre 0.1 s y 10 s (Buchmann 1983).

Función de frutos inmaduros: La atracción hacia los animales polinizadores se puede deber a muchos estímulos que ofrece la planta incluso simultáneamente, como visual, olfativo y táctil (Kevan, 2005). Los colores o combinaciones, tamaño de las áreas coloreadas, formas, incluso movimiento real o relativo (en relación al polinizador) de las flores o inflorescencias, juegan un papel muy importante en las señales que la planta ofrece para ser encontrada (Kevan, 2005). En *C. subcrustulata*, se forman grandes

parches de color rosado (a la vista humana) debido a las inflorescencias terminales, que incluyen flores, botones y frutos inmaduros, formando un atractivo estímulo visual para sus polinizadores.

No se encontró que la presencia de frutos inmaduros en la inflorescencia mostrara diferencias en la visitación de las abejas. Un factor que pudo influir en los resultados, es que sólo se removían los frutos de las inflorescencias que estaban bajo observación experimental, aquellas que no, se les mantenían los frutos. De modo que si existe algún efecto visual importante del parche floral a larga distancia, no se controló debido a la presencia de otras inflorescencias llamativas en la planta. Kevan (2005) propone que los parches florales contrastan con la vegetación, el suelo, o el cielo, formando señales visuales que sobresalen entre la matriz del bosque. Esto puede traer consecuencias en la atracción de visitantes florales y potenciales polinizadores. En ejemplo de esto ocurre en *Antirrhinum* (Scrophulariaceae), que se ha encontrado que sus flores amarillas son más atractivas para las abejas, debido a que contrastan mejor con el fondo de vegetación (Kevan, 1983; Jones & Reithel, 2001).

A partir de los resultados, se puede interpretar que las abejas son atraídas a la inflorescencia sin depender de la cantidad de flores que ésta tenga. Sin embargo, cuando ya están en la inflorescencia, visitan la mayor cantidad de flores de ésta. Esto puede deberse a una optimización de forrajeo por parte de la abeja, que al encontrarse en una inflorescencia con varias flores, aprovechan de hacer varias visitas consecutivas a sus flores. En *C. subcrustulata*, las inflorescencias abren diferente número de flores cada día. Dado que los tratamientos se realizaban en dos días consecutivos, esta variable no se pudo controlar en el experimento.

Además, la cantidad de visitantes a las inflorescencias y la cantidad de flores visitadas, dependió de la inflorescencia. Sin embargo, en el campo no se notó alguna diferencia en cuanto el sitio en que estaban ubicadas las plantas, ya que estas se encontraban relativamente cercanas.

Conclusiones

Para completar la información sobre la biología floral de esta especie, se recomienda utilizar mayor tamaño de muestra, además probar si existe compatibilidad entre flores de la misma planta. La presencia de frutos inmaduros no afectó la cantidad de visitas a las flores ni de visitantes a las inflorescencias. Sin embargo, para no descartar esta hipótesis, se sugieren algunos cambios al experimento, como enmallar las inflorescencias que no están en observación para evitar efecto de atracción de los visitantes, además utilizar mayor tamaño de muestra. Además, considerar el tamaño de las inflorescencias, o el general, del parche floral para relacionarlo con la visitación de abejas.

Agradecimientos

Se agradece a Mauricio Fernández por la asesoría durante toda la investigación y en el análisis estadístico, a Federico Bolaños, a Eduardo Chacón y los compañeros del curso de Biología de Campo por su ayuda en la planeación del diseño experimental.

Bibliografía

- Barrows, E. M. (1976). Mating Behavior in Halictine Bees (Hymenoptera: Halictidae): I, Patrolling and Age-Specific Behavior in Males. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 49, 105-119.
- Bradshaw, H. D. & Schemske, D. W. (2003). Allele substitution at a flower colour locus produces a pollinator shift in monkey flowers. *Nature*, 426, 176-178.
- Buchmann, S. L. (1983). Buzz pollination in Angiosperms. En Jones, C.E. & Little, R. J. (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology* (pp. 73–113). New York, EEUU: Van Nostrand Reinhold.

- Franco, A. M., Goldenberg, R & Varassin, I. (2011). Pollinator guild organization and its consequences for reproduction in three synchronopatric species of *Tibouchina* (Melastomataceae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 55(3), 381–388.
- Goldenberg, R. & Shepherd, G. J. (1992). Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in "cerrado" vegetation. *Plant Systematics and Evolution*, 211, 13-29.
- Harter, B., Leistikow, C., Wilms, W., Truyllo, B. & Engels, W. (2002). Bees collecting pollen from flowers with poricidal anthers in a south Brazilian Araucaria forest: a community study. *Journal of Apicultural Research*, 40, 9-16.
- Ida, T. Y. & Kudo, G. (2003). Floral color change in *Weigela middendorffiana* (Caprifoliaceae): reduction of geitonogamous pollination by bumble bees. *American Journal of Botany*, 90, 1751-1757.
- Jones, N. K. & Reithel, J. S. (2001). Pollinator-mediated selection on a flower color polymorphism in experimental populations of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, 88, 447-54.
- Kevan, P. (2005). Advertisement in flowers. En Dafni, A., Kevan, P. G. & Husband, B. C (Eds). *Practical Pollination Biology* (147-160). Ontario, Canadá: Eviroquest Ltd.
- Kevan, P. G. (1983). Floral colors through the insect eye: what they are and what they mean. En Jones, C. E & Little, R (eds.). *Handbook of experimental pollination biology* (pp. 3-30). New York, EEUU: Van Nostrand Reinhold.
- Kriebel, R & Umaña, G. (2007). Conostegia. En Hollowell, V. (Ed.). *Manual de plantas de Costa Rica Volumen VI. Dicotiledóneas*. (pp. 453). Missouri, EEUU: Missouri Botanical Garden Press.
- Larson, B & Barrett, S. (1999). The pollination ecology of buzz-pollinated *Rhexia virginica* (Melastomataceae). *American Journal of Botany*, 86, 502-511.
- Lumer, C. (1982). *The pollination ecology, breeding systems and phenology of Blakea and Topobea (Melastomataceae) in Monteverde, Costa Rica* (Tesis Doctoral). New York, EEUU: University of New York.
- Maldonado, T. (2005). Características geográficas de la región de Golfito. En: Lobo, J. & Bolaños, F. (Eds.). *Historia Natural de Golfito-Costa Rica* (pp. 19-23). Heredia, Costa Rica: Editorial Inbio.
- Niesenbaum, R. A., Patselas, M. G. & Weiner, S. D. (1999). Does flower color change in *Aster vimineus* cue pollinators? *American Midland Naturalist*, 141, 59-68.
- Oberrath R. & Böhning-Gaese, K. (1999). Floral color change and the attraction of insect pollinators in lungwort (*Pulmonaria collina*). *Oecologia*, 121, 383-391.
- Proenca, C. (1992). Buzz pollination - older and more widespread than we think? *Journal of Tropical Ecology*, 8, 115-120.
- Renner, S. S. (1989). A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76, 469-518.
- Renner, S. S., Clausen, G. & Meyer, K. (2001). Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of Tertiary migration and long-distance dispersal. *American Journal of Botany*, 88, 1290-1300.
- Renner, S.S., Triebel, D., Almeda, F., Stone, D., Ulloa, C.U., Michelangeli, F.A., ... Goldenberg, R.. Melastomataceae.Net. (2015). Recuperado el 15 mayo 2015 de: A site with information on the biodiversity of Melastomataceae. Disponible en <http://www.melastomataceae.net>.
- Roubik, D. W. (1989). *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.

- Santos, A. P., Fracasso, C. M., Santos, M., Romero, R., Sazima, M. & Oliveira, P. E. (2012). Reproductive biology and species geographical distribution in the Melastomataceae: a survey based on New World taxa. *Annals of Botany*, 110, 667-679.
- Varassin, I. G., Penney, D. S. & Michelangeli, F. A. (2008). Comparative anatomy and morphology of nectar-producing Melastomataceae. *Annals of Botany*, 102, 899-909.
- Wanntorp, L., Puglisi, C., Penneys, D. & Ronse De Craene, L. (2011). Multiplications of floral organs in flowers: a case study in *Conostegia* (Melastomataceae, Myrtales). En Wanntorp, L. & Ronse De Craene, L (Eds.) *Flowers on the Tree of Life* (pp. 218-235). Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Waser, N. M. & Price, M. V. (1982). Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution*, 35, 376-390.
- Willmer, P. G. (1982). Microclimate and environmental physiology of insects. *Advances in Insects Physiology*, 16, 1-15.
- Willson, M. & Whelan, C. J. (1990). The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *The American Naturalist*, 136, 790-809.
- Wilms, W. & Wiechers, B. (1997). Floral resource partitioning between native *Melipona* bees and the introduced africanized honey bee in the Brazilian Atlantic rain forest. *Apidologie*, 28, 339-355.

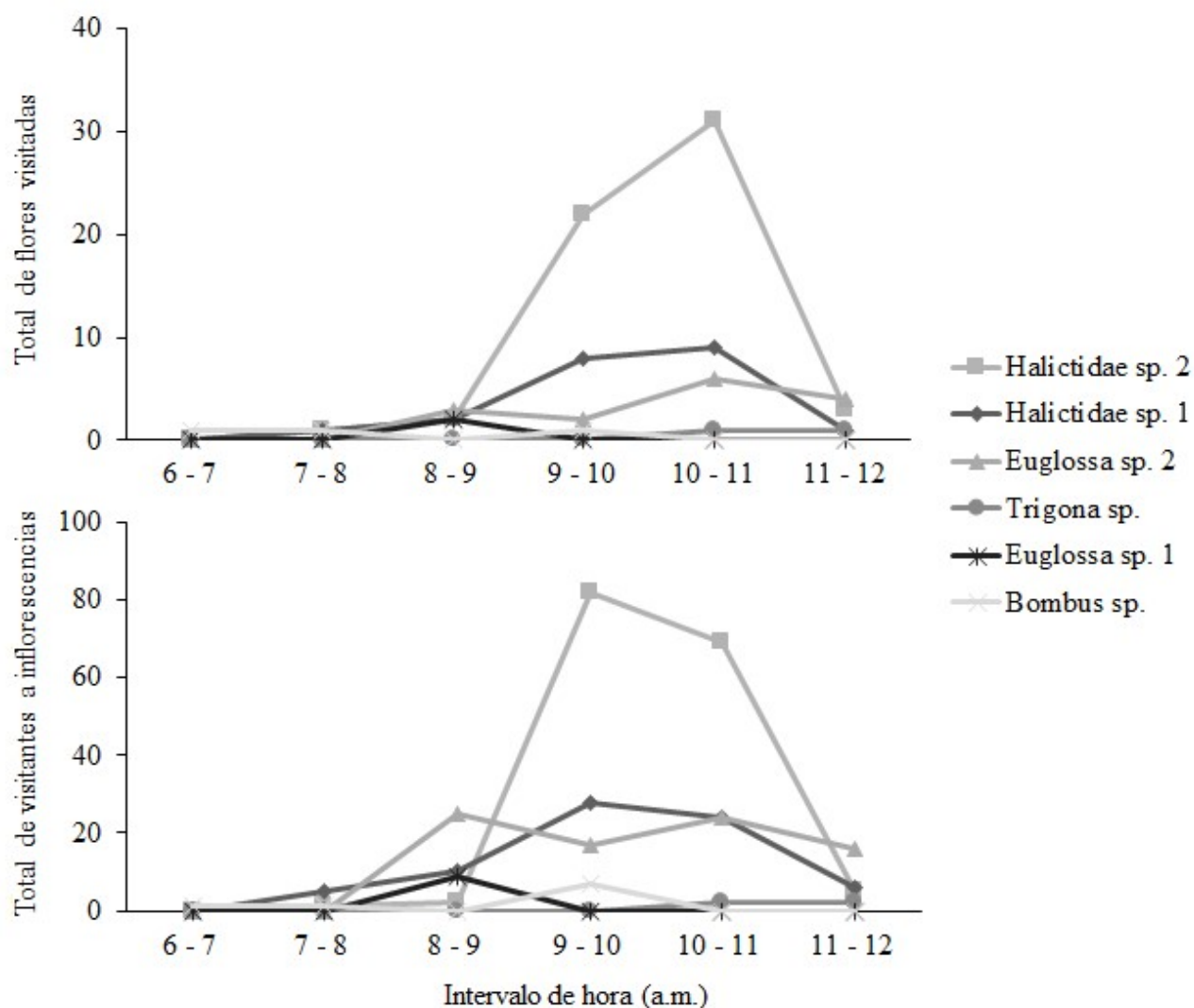


Figura 1. Total de visitas florales de abejas acumuladas por hora según morfoespecie a la planta *Conostegia subcrustulata* durante siete días en horas de la mañana, en un parche en regeneración en el Pacífico Sur de Costa Rica.

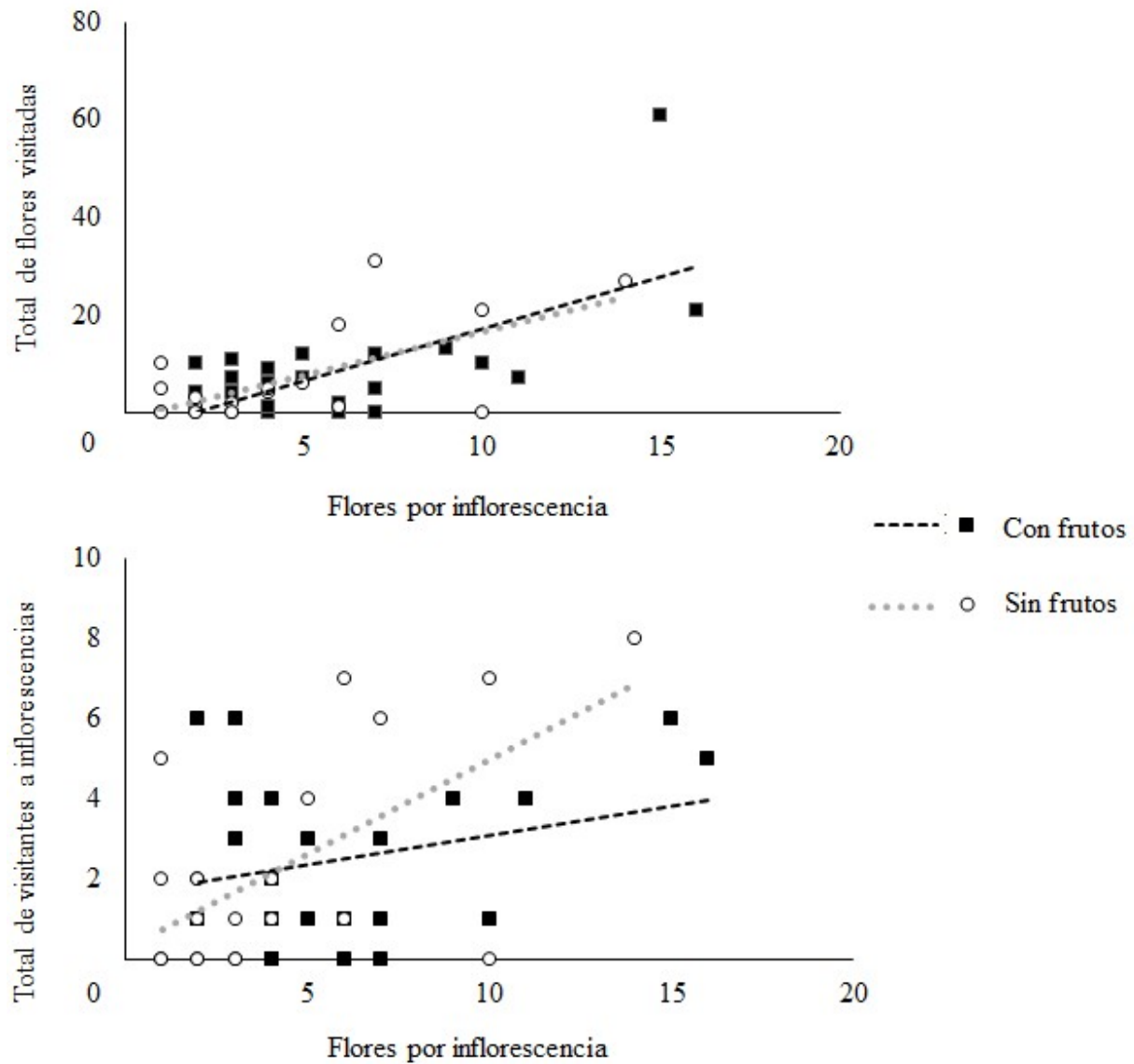


Figura 2. Relación entre el total de abejas visitantes a las inflorescencias y el número de flores en 22 inflorescencias de *Conostegia subcrustulata* durante dos días consecutivos, con y sin frutos inmaduros respectivamente, en un parche en regeneración en el Pacífico Sur de Costa Rica.

Patrones de distribución y movilidad de las arañas semiacuáticas Trechaleidae en la Quebrada Corozal, Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica.

Laura Campos-Esquivel¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; laurace10@gmail.com

Resumen: Correlacionar el comportamiento de forrajeo de los individuos con factores ambientales y su estadio de desarrollo podría explicar diferencias en los patrones de actividad y distribución, con respecto a sitios de caza. De esta manera, el objetivo de este estudio es describir el patrón de distribución de una especie de arañas Trechaleidae con respecto a su cercanía a una quebrada, según el estadio, el sexo y el tamaño de los individuos. Además, se buscó determinar si las arañas suelen repetir sitios para cazar presas. Se encontró que los adultos suelen estar cerca de la corriente principal mientras los juveniles más alejados, sin embargo no se encontró diferencia entre sexos. Estos patrones de distribución se relacionan a cambios ontogénicos, pero no así al tamaño de los individuos, ya que se determinó que no hay asociación entre el tamaño de la araña y la distancia a la quebrada. Se observó una tendencia a la permanencia en el mismo sitio de forrajeo, la cual fue independiente del estadio y sexo de las arañas, sin embargo la mayoría de los individuos no fueron recapturadas dentro del mismo transecto. Tampoco hubo asociación entre la presencia previa de una araña en un sitio y la selección de rocas para el forrajeo de las arañas marcadas y las arañas nuevas. Se obtienen datos que demuestran que los patrones de distribución y la movilidad de esta especie de arañas se asocian a su estadio, lo cual puede relacionarse a los requerimientos energéticos, densidad de presas y capacidad de caza, así como a las interacciones con depredadores y el canibalismo.

Palabras clave: depredación, sitio de caza, comportamiento de forrajeo, canibalismo.

En ecología se han descrito diferentes modelos de búsqueda y captura de presas por parte de los depredadores. Entre estas estrategias se encuentra la búsqueda pasiva, en donde el depredador permanece casi inmóvil por un periodo de tiempo, esperando a que la presa entre en su campo de percepción para realizar un ataque por emboscada (Greene, 1983). Riechert & Luczak (1982) proponen la hipótesis de que esta estrategia pasiva representa inicialmente una necesidad de conservar energía.

A pesar de que las arañas constructoras de telas han sido muy estudiadas como ejemplo clásico de depredadores con estrategia pasiva (Riechert & Luczak, 1982), son más escasos los trabajos sobre el comportamiento de forrajeo de las arañas que no construyen tela para cazar (Kreiter & Wise, 1996). Se considera que para las arañas que no construyen tela, la selección de un sitio óptimo para el forrajeo es de gran importancia y puede depender en gran medida de factores ambientales (Kreiter & Wise, 1996), como la densidad de presas en el sitio (Adams, 1999) y la cantidad de presas que ya haya consumido previamente, es decir el hambre de la araña (Kreiter & Wise, 2001).

Kreiter & Wise (1996) consideran que comparar patrones de actividad de una misma especie de araña pero a diferentes edades es importante porque permite estudiar correlaciones de los factores ambientales con los diferentes comportamientos de forrajeo de las arañas, según su estadio. Ejemplo de esto sería la comparación de las posibles restricciones selectivas en la búsqueda de presas para arañas juveniles y para arañas adultas (Kreiter & Wise, 1996), lo cual podría estar ligado a diferencias en los patrones de actividad y distribución de los individuos, con respecto a sitios de caza.

De la familia de arañas semiacuáticas Trechaleidae se ha estudiado su comportamiento sexual (Albo & Costa, 2010). Sin embargo, existen muy pocos estudios acerca otros aspectos de su biología, aunque se reporta que algunas especies presentan similitudes con otras, también semiacuáticas, más estudiadas de la familia Pisauridae (van Berkum, 1982; Carico, 1993).

van Berkum (1982) realizó algunas observaciones sobre la distribución de las arañas Trechaleidae alrededor de una quebrada. En dicho estudio se menciona una tendencia a que las arañas más grandes

cazan más cerca del agua, mientras que las pequeñas se alejan de la quebrada. Así como una tendencia a repetir sitio para cazar de una noche a otra. Sin embargo, en dicho estudio no se tomaron mediciones que confirmaran las hipótesis sobre el patrón de distribución y de movilidad de las arañas.

El objetivo del presente estudio es describir el patrón de distribución de una especie de arañas Trechaleidae con respecto a su cercanía a una quebrada, según el estadio y el sexo de los individuos. También determinar si existe una asociación entre el tamaño de las arañas y la distancia a la corriente principal de la quebrada. Además determinar si las arañas suelen repetir sitios para cazar presas y si este comportamiento depende del estadio y sexo del individuo o de la presencia previa de otras arañas en el sitio.

Materiales y métodos

Sitio de estudio: El estudio se realizó del 27 al 31 de enero y el 01 de febrero del 2015 en la quebrada Corozal, dentro de la zona conocida como la lechería, Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, Costa Rica (8°38'N, 83°11'O). Esta es una zona de bosque tropical húmedo que suele presentar una precipitación anual de 3000-5000 mm y una altitud de 5-190 msnm (Maldonado, 2005).

La zona de la quebrada donde se realizó el estudio se encuentra rodeada por bosque de crecimiento secundario. En la quebrada se podían encontrar muchas rocas tipo canto rodado, desde pequeñas hasta grandes (5-50 cm de ancho), especialmente en el borde y dentro de la quebrada. Algunas rocas grandes se encontraban expuestas debido a la poca profundidad del agua.

Especie de estudio: Se trabajó con una especie de araña Trechaleidae. Esta familia presenta 72 especies, la mayoría neotropicales. Son capaces de moverse sobre el agua (Albo & Costa, 2010), cazando principalmente al borde de quebradas o pozas, sobre rocas, o forrajeando en el suelo o sobre la vegetación (van Berkum, 1982). Se alimentan de artrópodos terrestres que vuelan o caminan a su alrededor y al parecer las arañas grandes son capaces de alimentarse de artrópodos acuáticos que se encuentran en la superficie del agua (van Berkum, 1982), como por ejemplo gérridos, notonéctidos, camarones y odonatos (Kreiter & Wise, 1996). También pueden cazar vertebrados como renacuajos y peces pequeños (Bleckmann & Lotz, 1987).

En una investigación realizada con la araña *Trechalea magnifica* (Trechaleidae) en el sur de Costa Rica, se describe que estas son arañas principalmente de actividad nocturna, a excepción de algunos juveniles que se pueden encontrar activos durante día (van Berkum, 1982).

Colecta de datos: El muestreo se realizó entre las 6:30 p.m y las 10:30 p.m. Previo a los muestreos nocturnos, en la mañana se establecieron 11 transectos de 5 m a lo largo de la quebrada, iniciando a unos 10 m desde la poza de la caída de agua de una catarata. Los transectos estaban separados por 5 m de distancia entre ellos. El número del transecto para muestrear por día se seleccionó al azar, y se trabajaron aproximadamente dos transectos por día.

Las arañas se buscaron en rocas ubicadas dentro y en las orillas de la quebrada, hasta 3 m de distancia desde el borde del cauce principal. Solamente se tomaron en cuenta los individuos sobre rocas o troncos caídos. Se estableció que el sitio de forrajeo de la araña era la roca sobre la cual se posaba.

Una vez ubicada una araña, se midió la distancia de la roca sobre la que forrajeaba con respecto al cauce principal de la quebrada para comparar el patrón de ubicación de las arañas con respecto a la quebrada, según su estadio (juvenil y adulto) y sexo.

Para conocer si la distancia de forrajeo de las arañas con respecto a la cauce principal del río estaba relacionada al tamaño del individuo, las arañas fueron fotografiadas en un mismo plano, al lado de una escala de medida conocida y con el programa Image J se midió el ancho del cefalotórax como medida de tamaño de la araña.

Para obtener la información de la movilidad de la araña en el sitio de forrajeo, se marcaron los individuos con un ancho de cefalotórax aproximadamente mayor a 4 mm, ya que las arañas muy pequeñas perdían la marca debido al proceso de muda del exoesqueleto. Esta exclusión de las arañas más pequeñas se implementó a partir del segundo día de muestreo. Las arañas se marcaron con esmalte para uñas de diferentes colores, permitiendo crear patrones individuales que facilitaban su reconocimiento al ser recapturadas. Para pintarlas, se colocó una malla con agujeros de unos 0.25 mm² sobre la araña, que evitó su escape y a la vez minimizó la manipulación del individuo. Las arañas se marcaron en el dorso del cefalotórax, utilizando la cabeza de un alfiler.

Una vez seca la marca de esmalte, los individuos eran liberados y en la mayoría de los casos permanecieron en la misma roca y solo en dos ocasiones se movieron a una roca vecina. La roca donde se encontraba una araña también era pintada con esmalte, utilizando el mismo número y patrón de colores que la araña.

Aproximadamente a las 24 horas después de haber marcado las arañas, se recapturaron los individuos dentro del mismo transecto donde se encontraron inicialmente. Se dedicó cerca de una hora de búsqueda por cada transecto, para estandarizar el esfuerzo de muestreo entre los sitios. Se anotó el número de arañas que se ubicaban en el mismo sitio de la noche anterior, es decir si se encontraba sobre la roca pintada con su respectivo número. Para las arañas pintadas que no se hallaban sobre la misma roca, se midió la distancia de este nuevo sitio con respecto al de la noche anterior.

Como control, también se seleccionaron rocas en donde no había arañas forrajeando en ese momento y se marcaron con una “X” de esmalte blanco. La cantidad de rocas sin arañas que se marcaron por transecto era más o menos proporcional a la cantidad de rocas marcadas con araña en ese mismo transecto. Al día siguiente también se revisaron las rocas de marca blanca para ver si permanecían sin arañas. Cuando se encontraba una araña forrajeando en estas rocas se diferenció si era una araña pintada que se movió de sitio o si era una araña “nueva” en el sitio, es decir una araña sin marca.

Adicionalmente, al ser una familia de biología poco conocida, se realizaron algunas observaciones sobre depredación y pérdida de patas de los individuos. Cuando se finalizó la toma de los datos en el campo, se colectaron varias arañas para la identificación de la especie en el laboratorio.

Análisis estadístico: Debido a que los datos no cumplían con los supuestos de normalidad e igualdad de varianzas, se realizaron pruebas U de Mann-Whitney para comparar la distancia de las arañas a la corriente principal de la quebrada según el estadio y según el sexo de los individuos, calculando el valor p con una aproximación a una distribución Chi-cuadrado (χ^2). Además, se determinó si existe una relación entre el tamaño de la araña y la distancia a la quebrada por medio de correlaciones de Spearman (R), analizando juveniles y adultos por separado. Por último se realizaron pruebas de Chi cuadrado para determinar 1) si las arañas suelen repetir sitio de forrajeo y su permanencia/movilidad depende del estadio y el sexo de la araña, y 2) si existe asociación entre la presencia previa de una araña en una roca y la selección del sitio para forrajear (arañas previamente marcadas y nuevas). Los análisis se efectuaron en JMP® 7.0.

Resultados

Al comparar la distancia promedio a la quebrada, se encontró que los adultos estaban más cerca de la corriente principal y los juveniles más alejados ($\chi^2=14.16$, g.l.= 1, n=85, p=0.001, Figura 1. A). Sin embargo, la mediana de la distancia a la quebrada principal fue similar al comparar entre machos y hembras ($\chi^2=0.01$, g.l.= 1, n=25, p=0.939, Figura 1. B).

Al analizar el grado de asociación entre la distancia al agua y el tamaño de la araña, de cada estadio por separado, se encontró que dentro de la población de juveniles la cercanía al agua no se relacionó al tamaño de los individuos (R=-0.15, n=60, p=0.304, Figura 2. A). En la población de adultos tampoco se

encontró asociación entre el tamaño de la araña y la distancia a la corriente principal de la quebrada ($R=-0.12$, $n=25$, $p=0.989$, Figura 2. B).

La mayoría de las arañas repitieron el mismo sitio de forrajeo, es decir la misma roca, de una noche a otra ($\chi^2=4.15$, $g.l.=1$, $p<0.05$). De las 44 arañas marcadas se encontró que el 39% de los individuos permanecieron sobre la misma roca donde forrajearon la noche anterior, mientras un 18% de las arañas marcadas se encontró en una piedra distinta, pero dentro del mismo transecto de la noche anterior. Dicha movilidad/permanencia de las arañas no varió entre transectos ($\chi^2= 5.62$, $g.l.=10$, $p>0.05$).

La permanencia en el mismo sitio de forrajeo fue independiente al estadio de la araña ($\chi^2= 0.49$, $g.l.=1$, $n=25$, $p=0.48$) e independiente al sexo de los individuos ($\chi^2= 0.98$, $g.l.=1$, $n=15$, $p>0.05$). De las arañas que se movieron, los adultos recorrieron una distancia promedio de 248.25 ± 256.07 cm ($n=4$), mientras que los juveniles 75.00 ± 21.79 cm ($n=4$). El 43% de arañas restante corresponde a los individuos marcados que no fueron encontrados dentro del transecto. Tampoco se encontró una asociación entre la presencia/ausencia previa de una araña en una roca y la selección de estas rocas, posteriormente por arañas marcadas o nuevas ($\chi^2=1.72$, $g.l.= 1$, $n= 52$, $p>0.05$, Cuadro 1).

Se observó en dos ocasiones cómo estas arañas Trechaleidae eran depredadas por otras arañas de la familia Ctenidae, que también eran comunes en la vegetación o entre las rocas al lado de la quebrada. En otra ocasión se observó cómo una araña Trechaleidae cazó a otra, al parecer de su especie y de tamaño similar. También se observaron arañas cazando insectos patinadores y lepidópteros pequeños que volaban alrededor de la araña, atraídos por la luz del foco, mientras se recolectaban los datos.

Finalmente, como observaciones adicionales, de las 85 arañas estudiadas se notó la pérdida de patas en 15 individuos. El 24% de los adultos presentaba una pata menos, mientras que en los juveniles el 18% carecían de 1-3 patas.

Discusión

Las arañas adultas usualmente son capaces de cazar presas con mayor rapidez que los juveniles (Kreiter, 1997), por ejemplo, en la especie semiacuática de la familia Pisauridae, *Dolomedes triton* (Walckenaer, 1837), se sabe que las hembras adultas responden de manera más rápida y pueden atrapar frecuentemente presas más distantes que los juveniles (Kreiter, 1997). En la presente investigación se encontró que los adultos de la araña estudiada, forrajean más cerca de la corriente principal de la quebrada que los juveniles. Puede que esto se asocie a diferencias en el tipo de presas que consumen, que a su vez depende de la capacidad de caza de los individuos (van Berkum, 1982). Por ejemplo las presas de gran tamaño o de mayor actividad, como los camarones, son difíciles de cazar para las arañas pequeñas, pero se reportan como presas de arañas semiacuáticas adultas (van Berkum, 1982).

También, se ha reportado que el riesgo de canibalismo es mayor hacia los juveniles (Kreiter & Wise, 1996). Puede que por esta razón, durante este estadio se alejen del agua de la corriente principal de la quebrada, porque es donde se concentran los adultos y por ende podría aumentar el riesgo de canibalismo. Zimmerman & Spence (1989) reportan que todos los estadios de *D. triton*, a excepción de los juveniles muy pequeños y los machos adultos, pueden ser caníbales y alimentarse de individuos conoespecíficos de tamaño menor e incluso similar.

Los cambios ontogénicos representan una alteración en el comportamiento de forrajeo (Kreiter & Wise, 1996), como se refleja en las observaciones del presente estudio. Así, la distancia a la quebrada fue menor en los adultos que en juveniles, similar con Kreiter & Wise (1996), donde las hembras adultas de *D. triton* recorrían por día, distancias diez veces mayores a los juveniles, que eran más sedentarios. En promedio, los adultos *D. triton* pueden recorrer 183 ± 52 a 194 ± 28 cm por día, mientras los juveniles de $10-20 \pm 0.2$ cm (Kreiter & Wise, 1996). Este aumento en movilidad de los adultos no se relaciona al tamaño de la araña, sino que se ha correlacionado a la ocurrencia de la última muda del juvenil, ya que antes de esta muda hay muy poca movilidad por parte de las arañas, aunque se trate de juveniles grandes (Kreiter

& Wise, 1996). Estas observaciones coinciden con la falta de asociación entre el tamaño y distancia a la quebrada, dentro de un mismo estadio, encontrada en el presente estudio.

Otra de las hipótesis sobre la diferencia de distribución entre adultos y juveniles es debido a las diferentes presiones de depredación dependientes del tamaño del individuo (Figiel & Miller, 1994; Kreiter & Wise, 2001), que por ejemplo podría reflejarse en las observaciones realizadas acerca de la pérdida de patas en el presente estudio, asumiendo que los daños se deben a enfrentamientos. Aunque es probable que tanto los juveniles como adultos tengan la misma oportunidad de ser presa de vertebrados, con el aumento de tamaño de la araña se esperaría una reducción en la probabilidad de que la araña sea cazada por otros invertebrados (Kreiter & Wise, 1996). También la limitación de alimento puede aumentar el canibalismo entre arañas (Wagner & Wise 1996, 1997; Andrade 1998).

En cuanto a la distribución de los adultos con respecto a la quebrada, aunque se reporta que los machos raramente se encuentran alimentando, es probable que sus movimientos se deban más a la búsqueda de hembras para aparearse (Kreiter & Wise, 1996) y que por esta razón no se encontraron diferencias entre sexos en la distancia de forrajeo con respecto a la quebrada y además la permanencia en el mismo sitio de forrajeo también fue independiente del sexo.

Durante el periodo de estudio de van Berkum (1982), se observó que las arañas Trechaleidae pueden ser muy específicas al sitio donde permanecen durante la noche, en donde de una noche a otra, nueve de diez arañas permanecieron a no más de 10 cm de distancia del sitio anterior. En el presente estudio algunas arañas, independientemente del estadio y del sexo, repitieron sitio de forrajeo al menos en 24 horas, sin embargo, la mayoría de las arañas no se encontraron de nuevo en el transecto. Esta ausencia puede relacionarse a la ocurrencia de depredadores en el sitio o al canibalismo entre conespecíficos y a que las arañas adultas poseen alta movilidad (Kreiter & Wise, 1996; Kreiter & Wise, 2001).

La mayoría de las arañas marcadas no fueron recapturadas dentro del transecto quizás debido a incrementos en su tasa de movilidad, en especial de los adultos. Para un juvenil, incrementos en la movilidad podría aumentar la disponibilidad de presas, lo cual es ventajoso en cuanto a su fecundidad como adulto (Kreiter & Wise, 2001), sin embargo aumentar la movilidad también podría representar una mayor exposición a depredadores y al canibalismo (Vollrath, 1985). Esto parece reflejar que optar por una estrategia más sedentaria representa un equilibrio entre el incremento del riesgo y el beneficio a largo plazo (Werner & Anholt, 1993), mientras que el forrajeo más activo de los adultos puede traer un beneficio más inmediato durante la producción de huevos (Kreiter & Wise, 2001).

Aumentar la tasa de movilidad de los adultos podría ser ventajoso para el potencial reproductivo (Wise 1993), al incrementar la posibilidad de encontrar una presa (Huey & Pianka, 1981; Skelly & Werner, 1990) y la habilidad competitiva (Werner, 1991). Se ha encontrado que cuando se les suministra alimento extra a hembras adultas de *D. triton*, su movilidad por día se reduce a patrones similares que los juveniles (Kreiter & Wise, 2001). En este sentido, las arañas del presente estudio que repitieron sitio es posible que lo hicieran por ser puntos con alta densidad de presas y por ende redujeron sus patrones de movilidad. Se sabe que la densidad de presas y el hambre del individuo son factores relacionados a la estrategia de forrajeo de las arañas y usualmente la búsqueda más activa ocurre cuando la densidad de presas es baja (Griffiths, 1980; Inoue & Matsura, 1983; Kreiter & Wise, 1996).

En cuanto a la selección de roca para el forrajeo, tampoco se encontró una asociación entre la presencia previa de una araña y el hecho de ser una araña que repite sitio o una araña nueva en dicho sitio. Esto quiere decir que no hay preferencia por ciertos sitios, entendiendo sitio de caza como las rocas donde se posan. El cambio de sitio de forrajeo puede estar muy relacionado a la dinámica de la corriente del río, donde algunas noches estaba más profundo debido a la lluvia y por lo tanto algunas piedras estaban sumergidas. Además el espacio de caza establecido en el presente estudio puede que sea muy limitado ya que se reporta que *Trechalea* forrajea dentro de un radio de un metro (van Berkum, 1982).

Como conclusiones, se demostró que el estadio de desarrollo de las arañas Trechaleidae determina los patrones de distribución con respecto a los sitios de caza y la actividad, no así su tamaño dentro de cada estadio o sexo, lo cual puede relacionarse a los requerimientos energéticos y capacidad de caza de cada estadio, así como a las diferentes interacciones con depredadores y el canibalismo. En cuanto a los patrones de movilidad, a pesar de que las arañas recapturadas repitieron sitio de forrajeo de una noche a otra, la mayoría de las arañas no fueron encontradas dentro del transecto establecido, probablemente debido a que los adultos son activos. Sin embargo, para futuros estudios se recomienda utilizar criterios adicionales para determinar los límites del territorio de forrajeo de la araña y su preferencia por los ciertos sitios.

Agradecimientos

A los compañeros del curso que me acompañaron durante el muestreo, especialmente a Juan Ignacio Abarca, Bernardo Valenzuela y Francesca Protti. A Jeffrey Sibaja por las correcciones a los análisis y al texto.

Bibliografía

- Adams, M. R. (2000). Choosing hunting sites: web site preferences of the orb weaver spider, *Neoscona crucifera*, relative to light cues. *Journal of Insect Behavior*, 13 (3), 2000.
- Albo, M. J. & Costa, F. G. (2010). Nuptial gift-giving behaviour and male mating effort in the Neotropical spider *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae). *Animal Behaviour* 79: 1031-1036.
- Andrade M. C. B. (1998). Female hunger can explain variation in cannibalistic behavior despite male sacrifice in redback spiders. *Behavioral Ecology*, 9: 33-42.
- Bleckmann, H. & Lotz, T. (1987). The vertebrate catching behavior of the fishing spider *Dolomedes triton* (Araneae, Pisauridae). *Animal Behaviour* 35:641-651.
- Carico, J. E. (1993). Revision of the genus *Trechalea* Thorell (Araneae, Trechaleidae) with a review of the taxonomy of the Trechaleidae and Pisauridae of the western hemisphere. *The Journal of Arachnology*, 21: 226-257.
- Figiel, C. R. & Miller G. L. (1994). Effects of fish on the growth and survival of two fishing spider populations (*Dolomedes triton*; Araneae, Pisauridae). *Journal of Arachnology*, 22 (3): 185-189.
- Greene, C. H. (1983). Selective predation in fresh-water zooplankton communities. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 68, 297-315.
- Griffiths, D. (1980). The feeding biology of ant-lion larvae: prey capture, handling, and utilization. *Journal of Animal Ecology*, 49: 99-125.
- Huey R. B. & Pianka, E. R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62: 991-999.
- Inoue, T. & Matsura, T. (1983). Foraging strategy of a mantid, *Paratenodera angustipennis*: mechanisms of switching tactics between ambush and active search. *Oecologia*, 56: 264-271.
- Kreiter, N. (1997). *Age-related changes in foraging strategies and energetic constraints in the fishing spider Dolomedes triton* (Tesis doctoral). Maryland, EEUU: University of Maryland Baltimore County.
- Kreiter, N. & Wise, D. H. (1996). Age-related changes in movement patterns in the fishing spider *Dolomedes triton*. *Journal of Arachnology*, 24: 24-33.

- Kreiter, N. & Wise, D. H. (2001). Prey availability limits fecundity and influences the movement pattern of female fishing spiders. *Oecologia*, 127 (3): 417-424.
- Maldonado, T. (2005). Características geográficas de la región de Golfito. En J. Lobo & F. Bolaños (Eds.). *Historia natural de Golfito-Costa Rica*. (pp. 19-23). Heredia: Costa Rica. Editorial Inbio.
- Riechert, S. E. & Luczak, J. (1982). Spider foraging: behavioral responses to prey. En Witt, R. N. & Rovner, J. S. (Eds.). *Spider communication: mechanisms and ecological significance*. (pp. 353-385). Princeton: New Jersey. Princeton University Press.
- Skelly, D. K. & Werner, E. E. (1990). Behavioral and life-historical responses of larval American toads to an odonate predator. *Ecology*, 71: 2313-2322.
- van Berkum, F. H. (1982). Natural History of a tropical, shrimp-eating spider (Pisauridae). *Journal of Arachnology*, 10 (2): 117-121.
- Vollrath, F. (1985). Web spider's dilemma: a risky move or site dependent growth. *Oecologia*, 68: 69-72.
- Wagner, J. D. & Wise, D. H. (1996). Cannibalism regulates densities of young wolf spiders: evidence from field and laboratory experiments. *Ecology* 77: 639-652.
- Wagner, J. D. & Wise, D. H. (1997). Influence of prey availability and conspecifics on patch quality for a cannibalistic forager: laboratory experiments with the wolf spider *Schizocosa*. *Oecologia* 109: 474-482.
- Werner, E. E. (1991). Nonlethal effects of a predator on competitive interactions between two anuran larvae. *Ecology* 72: 1709-1720.
- Werner, E. E. & Anholt, B. R. (1993). Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *American Naturalist* 142: 242-272.
- Wise, D. H. (1993). *Spiders in ecological webs*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Zimmerman, M. & Spence, J. R. (1989). Prey use of the fishing spider *Dolomedes triton* (Pisauridae, Araneae): an important predator of the neuston community. *Oecologia*, 80: 187-194.

CUADRO 1

Número de arañas marcadas y sin marcar, que se encontraron sobre rocas (sitio de forrajeo), que en la noche anterior habían presentado o no una araña sobre ellas. Quebrada Corozal, Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

ARAÑA	ROCA		
	Sin araña	Con araña	TOTAL
Sin marca	4	24	28
Con marca	8	17	25
TOTAL	12	41	53

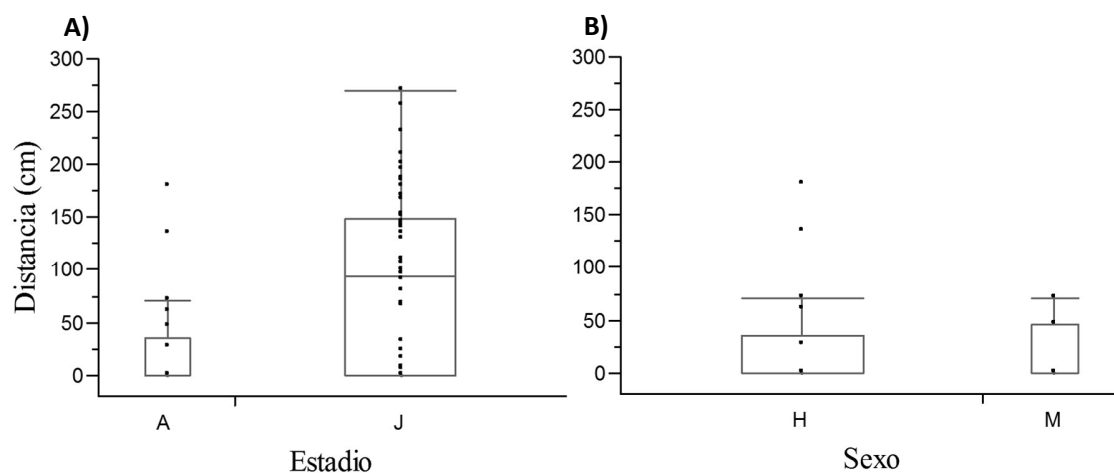


Figura 1. Distancia de las arañas a la corriente principal de la quebrada según A) el estadio (A= adultos y J= juveniles) y B) el sexo (H= hembras y M= machos). Quebrada Corozal, Golfito, Costa Rica. Enero 2015. La línea en medio de la caja representa la mediana (en el caso de los adultos los valores de la mediana son cero) y los lados el 25% y 75% de la distribución de los datos, las barras muestran el límite de distribución de los datos.

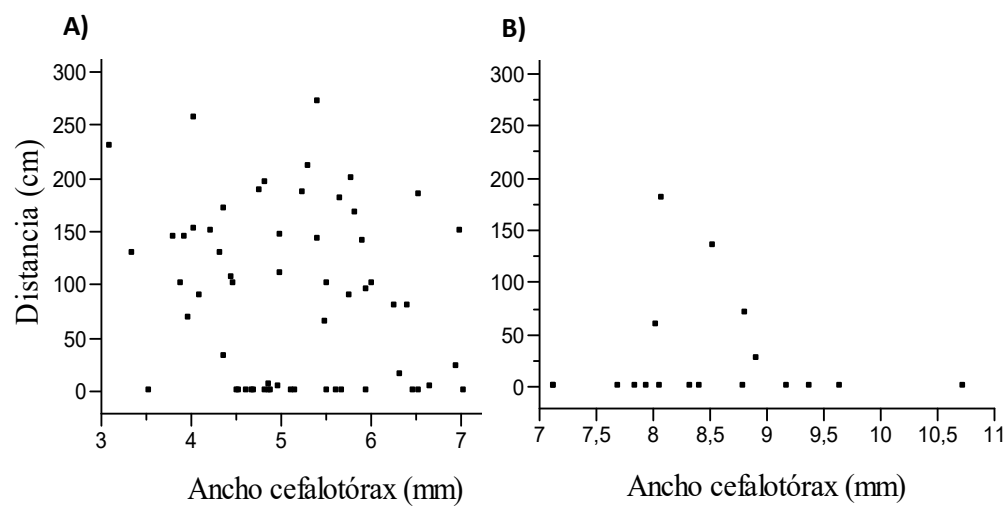


Figura 2. Relación entre la distancia a la quebrada y el tamaño de las arañas, según el estadio: **A)** juveniles y **B)** adultos. Quebrada Corozal, Golfito, Costa Rica. Enero 2015.

Palatabilidad de individuos juveniles del sapo *Rhinella marina* (Bufonidae) para diferentes depredadores

Francesca Protti-Sánchez¹

¹Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica; fprottis@gmail.com

Resumen: La mayoría de los anfibios poseen sustancias químicas en su piel que pueden evitar que sean consumidos por algunos depredadores específicos y que se manifiestan en un sabor desagradable o toxicidad. En el caso del sapo *Rhinella marina*, se sabe que son tóxicos en estado adulto para diferentes depredadores, sin embargo hay poca información sobre las defensas que pueden tener en estado juvenil después de la metamorfosis y se ha sugerido que no son tóxicos; por lo que se realizaron observaciones en el campo para tratar de identificar depredadores potenciales y se llevaron a cabo experimentos de depredación sobre juveniles de esta especie utilizando como depredadores los sapos *R. marina* adultos, *Incilius aucoinae* y pollitos domésticos, y como control *Craugastor stejnegerianus*. Se observaron pocos posibles depredadores en el campo y todos fueron vertebrados. En los experimentos no se encontró una preferencia hacia alguna de las presas por parte de los depredadores, sin embargo, en el caso de los pollitos, sí se encontró una reacción más intensa de aversión hacia los juveniles de *R. marina* y un mayor esfuerzo por consumir los *C. stejnegerianus*. Se concluye que un mal sabor de los juveniles de *R. marina* los podría defender ante depredadores aves, pero no ante otros sapos. Se necesitan más experimentos para determinar ante qué otros depredadores podrían estar defendidos, incluyendo invertebrados.

Palabras clave: *Bufo marinus*, *Craugastor stejnegerianus*, Craugastoridae, defensa química, depredación, *Gallus gallus domesticus*, *Incilius aucoinae*.

La depredación es una relación entre organismos en la cual uno sirve de fuente de alimento para el otro, ya sea parcial o completamente y es un riesgo que suele estar presente para cualquier organismo. No obstante, las especies han desarrollado una amplia variedad de defensas contra los depredadores, evitando así ser detectados, seleccionados o capturados por éstos (Smith & Smith, 2007; Nonacs & Blumstein, 2010). En el caso específico de los anfibios, éstos parecen ser muy vulnerables a la depredación debido a su tamaño pequeño en relación con otros vertebrados terrestres, tienen movimiento relativamente lento y carecen de dientes y garras adecuadas para su defensa. Además, son eficientes en términos de convertir la energía consumida en biomasa, por lo tanto suelen alcanzar densidades poblacionales altas y son una fuente de proteína para animales que se encuentran en estratos superiores de la cadena trófica. Estos factores, unido a que los anfibios no posean materiales indigeribles como pelo, plumas o quitina hace que sean en particular comida de alta calidad (Scott & Limerick, 1991; Wells, 2010).

La depredación es una presión selectiva que afecta muchos aspectos de la ecología y comportamiento de los anfibios y ha sido importante en la evolución de defensas contra los depredadores; como una piel tóxica o con sabor desagradable (poca palatabilidad), patrones de coloración crípticos y aposemáticos y una variedad de posturas de defensa y comportamiento en lugar de una protección estructural más obvia (Scott & Limerick, 1991; Wells, 2010).

Se ha encontrado que la mayoría de anfibios poseen sustancias nocivas e incluso tóxicas en las secreciones de su piel, las cuales varían en su naturaleza química, actividad biológica y origen, ya que pueden ser sintetizadas o provenir de una fuente alimenticia. Las sustancias sintetizadas son aminos, péptidos, proteínas, bufadienolidas y los alcaloides de las salamandras, salamandrinas. El origen de las tetrodotoxinas, que son alcaloides solubles en agua, es poco claro; mientras que los alcaloides lipofílicos provienen de la dieta, fundamentalmente de artrópodos (Daly *et al.*, 1987; Daly, 1995). Las sustancias que confieren un mal sabor a las presas y por lo tanto pueden funcionar como defensa química contra depredadores están ampliamente distribuidas en la naturaleza y además de las plantas, pueden encontrarse en grupos como insectos, peces, anfibios (Daly, 1995) y aves (Dumbacher & Pruett-Jones, 1996).

La poca palatabilidad se refiere a una defensa anti depredatoria que consiste en un sabor desagradable que es aprendido por un depredador, lo cual causa que evite esa presa en el futuro (Gunzburger & Travis, 2005). Durante los diferentes estadios de los anuros el sabor desagradable que posean funcionan como un mecanismo de protección contra depredadores y se considera una defensa primaria ante éstos (Gunzburger & Travis, 2005). La poca palatabilidad conferida por sustancias químicas varía con la ontogenia de la especie de anuro y según la especie de depredador; situación que ha sido bien documentada en el sapo *Rhinella marina* (Bufonidae) (Licht, 1968; Wassersug, 1971; Heyer *et al.*, 1975; Crossland, 1998; Crossland & Alford, 1998; Savage, 2002; Hayes *et al.*, 2009; Llewelyn *et al.*, 2012). Esta especie posee esteroides tóxicos conocidos como bufadienolidas, las cuales provocan efectos cardiotoxicos en los individuos que entran en contacto con ella o la ingieren. La cantidad de toxinas y su composición varían con el estado de desarrollo de los sapos; la cantidad total y diversidad de bufadienolidas decrece desde la etapa de huevo hasta las etapas de renacuajo. Los contenidos más bajos de toxina se encuentran alrededor del tiempo de la metamorfosis y después de esto los niveles de toxinas incrementan conforme el juvenil empieza a producir su propia defensa química (Hayes *et al.*, 2009).

Durante las etapas de huevo, larva y renacuajo, los principales depredadores de los anuros suelen ser insectos acuáticos, peces y renacuajos (Toledo, 2005); mientras que los principales depredadores después de la metamorfosis son mamíferos, aves y otros anuros (Toledo *et al.*, 2007). En el caso de los juveniles de *R. marina* que acaban de pasar por la metamorfosis, son pequeños, diurnos y se agregan en altas densidades alrededor de los sitios de reproducción; características que sugieren que ésta puede ser la etapa más vulnerable a la depredación (Clerke & Williamson, 1992). En este sentido, se ha estudiado poco qué tan defendidos químicamente están los individuos juveniles de esta especie durante la transición de un ambiente principalmente acuático a uno terrestre y donde deben enfrentarse tanto a depredadores terrestres como acuáticos (Toledo, 2005). Según Savage (2002), los juveniles son mucho menos tóxicos que los adultos y probablemente tengan una mayor presión de depredación. Por esta razón, el objetivo principal de la presente investigación es determinar la palatabilidad que poseen individuos juveniles de *R. marina* ante distintos depredadores. Se espera que si la palatabilidad es distinta según el depredador, entonces *R. marina* será poco palatable para aquellos que la consuman menos en un experimento de depredación. Para esto se utilizaron como depredadores adultos de *R. marina* ya que pueden depredar individuos de su misma especie y son generalistas (Savage, 2002); *Incilius aucoinae* (Bufonidae) por que también se pueden alimentar de otros sapos (Savage, 2002) y pollitos (*Gallus gallus domesticus*) debido a que son un modelo del comportamiento general de las aves y pueden seleccionar presas de acuerdo al gusto (Skelhorn & Rowe, 2005; Darst *et al.*, 2006).

Materiales y métodos

Especie de estudio: El sapo *R. marina* (Bufonidae) es el anfibio más grande de Costa Rica. Habita zonas bajas y premontanas desde los 0 hasta los 1600 m.s.n.m., principalmente en áreas perturbadas (Savage, 2002). En estado adulto su actividad es nocturna, mientras que los juveniles son activos durante el día. Es un depredador voraz que come casi cualquier cosa que se mueva, mientras no sea muy grande para capturarlo y tragarlo. Sus presas favoritas son escarabajos y hormigas, pero también se pueden alimentar de otros artrópodos que pueden ser tóxicos o peligrosos, como avispa, arañas y milpiés. También se pueden alimentar de lombrices, babosas, caracoles, lagartijas, ranas e incluso juveniles de su misma especie (Savage, 2002).

Algunos depredadores de esta especie sufren incomodidades e incluso la muerte al ingerir o entrar en contacto con un individuo, ya sea adulto, larva o huevo, debido a la acción de las bufadienolidas. Se ha reportado la muerte de mamíferos, aves, lagartijas y serpientes al chupar o tragar individuos de esta especie. Sin embargo, se sabe que tanto los renacuajos como los adultos son depredados por estos mismos grupos de animales, adicionalmente a insectos acuáticos, arañas y peces (Zug & Zug, 1979; Savage, 2002).

Observaciones en el campo para identificar depredadores: Se realizaron observaciones a lo largo de la quebrada Corozal, Golfito, los días 26 de enero y 1 de febrero 2015, de 8:00 a.m. a 12:00 pm,

para tratar de identificar posibles depredadores de juveniles de *R. marina*. Se caminó río abajo desde la entrada de la Lechería y las observaciones se realizaron por 30 min a 3 m de distancia en cada uno de los puntos en que se colectaron los individuos (que fueron previamente marcados), para un total de nueve sitios. Se anotó los animales presentes que podrían depredar los juveniles de *R. marina*.

Recolecta y mantenimiento de individuos: Se recolectaron individuos juveniles de *R. marina* de las orillas de la quebrada Corozal durante horas de la mañana, para ser utilizados como presas en los experimentos de depredación. Éstos fueron guardados en bolsas plásticas y posteriormente se trasladaron al Recinto de Golfito (RG) de la UCR, donde se mantuvieron en contenedores llenos de piedras, agua y arena obtenidos de la quebrada, para asemejar un hábitat natural.

Se utilizaron individuos de *Craugastor stejnegerianus* (Craugastoridae) como control para los experimentos de depredación, debido a su tamaño pequeño, disponibilidad y toxicidad nula (Savage, 2002). Estos fueron recolectados de las afueras del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, durante la tarde, en un área cubierta por hojarasca. Fueron trasladados en bolsas plásticas al RG, donde se mantuvieron en contenedores con hojarasca del sitio en el que se encontraban.

Como depredadores se utilizaron dos individuos adultos de *R. marina* recolectados del bosque de la Lechería, diez adultos de *Incilius aucoinae* (Bufonidae) recolectados de la quebrada Cañaza durante la noche y siete pollitos domésticos (*Gallus gallus domesticus*) de menos de 15 días de nacidos obtenidos de un criadero de aves de corral. Los sapos depredadores se mantuvieron en contenedores de plástico transparente, tapados con cedazo y con papel toalla mojado para mantener la humedad. Se colocaron dos sapos de la misma especie por contenedor, separándolos con un cartón (Figura 1). Estos mismos contenedores fueron los que se utilizaron para llevar a cabo los experimentos, para así evitar una perturbación en el depredador que pudiera afectar su comportamiento normal de alimentación. En el caso de los pollitos, se mantuvieron en un corral ubicado al aire libre y se trasladaron a una caja de cartón únicamente para realizar los experimentos de depredación. Los depredadores anuros no fueron alimentados en un lapso de 12 horas previo al experimento, mientras que los pollitos no se alimentaron desde tres horas antes del experimento.

Todos los individuos anuros fueron recolectados del 28 de enero al 2 de febrero del 2015 en Golfito, Costa Rica. Durante este tiempo también se realizaron los experimentos de depredación.

Experimentos: Previo a cada experimento, se midió la longitud hocico-ano (LHA) de los individuos presa con un calibrador (± 0.01 cm). Los experimentos de depredación consistieron en que a cada depredador se le presentaron tres individuos de *R. marina* y tres de *C. stejnegerianus* simultáneamente. Durante la primera hora del experimento se observó y anotó el comportamiento del depredador y se anotó el número de individuos presa de cada especie consumidos. Si al finalizar la hora de observación no se alimentó de todos los seis individuos, entonces se siguió el experimento por dos horas más, en las cuales se contaba el número de individuos consumidos al cabo de una hora, es decir a las dos horas y a las tres horas, para un tiempo total de experimentación por individuo depredador de tres horas. En caso de que hubiera individuos presas sobrevivientes al experimento, estas se devolvieron al contenedor en el cual se encontraban inicialmente para ser utilizadas en experimentos posteriores. Una vez finalizados los experimentos, se midió la LHA de los sapos depredadores y posteriormente se liberaron en el sitio en que fueron colectados. Independiente del depredador, la elección de una presa sobre otra para consumirla fue atribuida a la poca palatabilidad de la presa que no fue elegida.

En el caso del experimento con los pollitos, debido a su comportamiento y actividad diferente al de los depredadores anuros, se anotó adicionalmente la cantidad de picoteos que realizó cada uno según la presa y la cantidad de veces que se limpió el pico después de picotear una presa. Se consideró como “picoteos” la acción de tocar con el pico una presa y “limpiarse el pico” hace referencia al comportamiento de rozar el pico contra el suelo justo después de picotear una presa. Se realizaron videos durante cada experimento y fueron analizados posteriormente para garantizar exactitud en la medición de las variables.

Los individuos de *R. marina* y *C. stejnegerianus* que sobrevivieron al finalizar los experimentos con los pollitos fueron preservados y depositados en el Museo de Zoología de la UCR.

Análisis de datos: Para determinar si el tamaño de las dos especies utilizadas como presas es diferente se utilizó una prueba T-Student con el programa Past 2.17c (Hammer *et al.*, 2001). Para determinar si los depredadores tuvieron preferencia hacia un tipo de presa, se realizó una prueba X^2 . Adicionalmente, se utilizaron pruebas T-Student para determinar si el número de picoteos y el número de veces que se limpian los pollitos el pico varía según la especie de presa con el programa R (R Core Team, 2014). Para todos los análisis estadísticos, se utilizó un $\alpha=0.05$.

Resultados

Observación de depredadores: Se observaron pocos animales que pudieran ser depredadores potenciales de los juveniles de *R. marina*. Por su hábito alimenticio, los únicos animales observados que podrían depredarlos ya sea casual o accidentalmente son *Basiliscus basiliscus* (Sauropsida: Corytophanidae) y aves playeras de la familia Scolopacidae. Los *B. basiliscus* son muy abundantes en el área aledaña a la quebrada, pudiendo observar hasta 34 individuos en 4 horas.

Experimentos de depredación: La LHA de ambas especies de presas fue diferente ($T=-13.63$; g.l.=112; $P<0.01$), siendo los individuos de *C. stejnegerianus* significativamente más grandes (Figura 2). En cuanto a los experimentos de depredación, los depredadores no tuvieron preferencia por alguna de las dos especies de presa ofrecidas ($X^2=4.92$; g.l.=2; $P=0.08$; Figura 3).

El número de picoteos por parte de los pollitos sobre cada especie de presa fue diferente ($T=-7.06$; g.l.=17; $P<0.001$; Figura 4); picotearon más a los individuos de *C. stejnegerianus*. Por su parte, el número de veces que los pollitos se limpiaron el pico después de tocar un individuo no varió según la especie de presa ($T=1.21$; g.l.=17; $P=0.24$). No obstante, sí se observó que la reacción de los pollitos después de entrar en contacto con un individuo de *R. marina* fue más intensa y se limpiaron el pico más veces (total=78) que después de tocar un individuo de *C. stejnegerianus* (total=12). Además, solamente se comieron un individuo de *R. marina*, mientras que de *C. stejnegerianus* comieron siete individuos (Figura 3).

Discusión

Los potenciales depredadores observados en el ambiente natural fueron exclusivamente vertebrados, sin embargo, no son depredadores comunes de anfibios y ninguno de éstos fue visto alimentándose de juveniles de *R. marina*. No obstante, el caso de los *B. basiliscus* llama la atención debido a su alta densidad en el área, su hábitat en la vegetación riparia cercana a los sitios en que se agregan los juveniles de *R. marina* y su hábito omnívoro (Savage, 2002), por lo que se podría proponer a esta especie como un posible depredador de los juveniles de *R. marina*. Sería importante realizar experimentos utilizando individuos de *B. basiliscus* como depredadores para así poner a prueba esta hipótesis y determinar si los juveniles de *R. marina* resultan palatables para ellos.

Según Scott y Limerick (1991), las formas metamórficas y los juveniles más pequeños pueden sufrir la mortalidad más alta debido a la depredación, principalmente por aves, serpientes y mamíferos pequeños. Sin embargo, no se observó ningún evento de depredación sobre los juveniles de *R. marina*. Resultaría útil colocar cámaras trampa en sitios donde se encuentran agregados los juveniles de esta especie de sapo para tratar de identificar y confirmar los depredadores naturales que puedan tener durante la etapa en que empiezan a incursionar en la tierra. Además, juveniles que recién han pasado por la metamorfosis en Queensland, Australia, son depredados por hormigas *Iridomyrmex purpureus* (Clerke & Williamson, 1992), por lo que es necesario poner atención a invertebrados que puedan depredar sobre los juveniles en Costa Rica.

En cuanto a la preferencia o evasión sobre las presas, no se pudo determinar estadísticamente que los depredadores utilizados en el experimento tuvieran una preferencia por alguna de las dos especies de

presa. Esto puede ser debido al tamaño de muestra tan bajo, especialmente en el caso de los depredadores *R. marina* adultos (n=2). También puede estar relacionado con que los sapos en general suelen ser generalistas y pueden comer cualquier ítem que les quepa en la boca, aun cuando sean presas tóxicas, nocivas o peligrosas (Scott & Limerick, 1991; Savage, 2002), por lo que para el caso de ambas especies de sapos depredadores utilizados en este experimento, la poca palatabilidad que pudieran tener los juveniles de *R. marina* ofrecidos como presa pudo haber sido insignificante. Por otro lado, una razón por la que los juveniles de *R. marina* son diurnos es para evitar el canibalismo por parte de individuos de mayor tamaño que suelen ser nocturnos (Zug & Zug, 1979; Pizzato *et al.*, 2008), por lo que utilizar *R. marina* adultos para poner a prueba la palatabilidad de los juveniles de su misma especie probablemente no haya sido adecuado.

El caso de los depredadores pollitos debe ser analizado aparte. A pesar de que estadísticamente no mostraron preferencia por alguna presa, su reacción al intentar comer individuos de *R. marina* fue más intensa y mostraron señales de aversión (limpiarse el pico muchas veces). Los pollitos picotearon más veces los individuos de *C. stejnegerianus* que a *R. marina* antes de comerlos, lo cual se puede interpretar como un mayor esfuerzo realizado en atrapar la presa. Sin embargo, es importante tomar en cuenta que el tamaño (LHA) de ambas especies de presa fue diferente, siendo los individuos de *C. stejnegerianus* de mayor tamaño, por lo que no se podría descartar que la leve preferencia mostrada hacia esta especie en el caso de los pollitos se deba al mayor tamaño de éstos. No obstante, la energía invertida en capturarlos (esfuerzo) y la reacción aversiva hacia los individuos de *R. marina* indica que probablemente las presas *C. stejnegerianus* fueran más palatables.

Otro tipo de experimentos utilizados para determinar la poca palatabilidad de alguna especie es realizando ensayos de toxicidad. En estos ensayos se realizan macerados de la piel de los individuos en cuestión y se obtienen extractos, los cuales son inyectados subcutáneamente a ratones de laboratorio y se analizan las reacciones negativas que presenten los ratones después de ser inyectados y la letalidad (Darst & Cummings, 2006; Darst *et al.*, 2006; Maan & Cummings, 2012). Se asume que la inyección subcutánea induce respuestas que son representativas a las generadas cuando los depredadores ingieren la presa (Maan & Cummings, 2012). No obstante, estos experimentos implican un gasto económico significativo y tener que eutanasiar los ratones después del experimento, por lo que no resulta aceptable en algunos casos. Además, las respuestas de los depredadores podrían variar si las toxinas entran subcutáneamente o a través de las mucosas en la boca y aparato digestivo. También se han realizado experimentos sobre la palatabilidad de las ranas aposemáticas *Oophaga pumilio* (Dendrobatidae) a arañas de la familia Ctenidae en el campo utilizando como control ranas del género *Eleutherodactylus sensu lato* (probablemente *Craugastor* spp.) y se determinó que estas arañas una vez que atacaron las ranas *O. pumilio*, las evitaron y no las comieron, indicando que son poco palatables (Szelistowski, 1985).

Se puede concluir que para los pollitos, los juveniles de *R. marina* poseen un sabor desagradable que podría evitar la depredación por aves, mientras que para *I. aucoinae* y *R. marina* adultos no se puede determinar una preferencia o evasión hacia la especie de estudio. Son necesarios más experimentos con un mayor número de muestra y otros tipos de depredadores para poder concluir precisamente la palatabilidad de los juveniles de *R. marina*, utilizando especialmente depredadores que hayan sido observados cercanos a su hábitat, como el caso mencionado de los *B. basiliscus* e invertebrados. Por último, utilizar pollitos en experimentos de palatabilidad es recomendable ya que son modelos sobre el comportamiento general de las aves y utilizan el gusto para rechazar selectivamente las presas en base a sus defensas químicas (Skelhorn & Rowe, 2005; Darst *et al.*, 2006).

Agradecimientos

Agradezco especialmente a Federico Bolaños por su guía y supervisión durante el desarrollo de toda la investigación y el análisis de datos. A Mauricio Fernández por el transporte al campo y ayuda en

la compra de materiales. A Juan Ignacio Abarca por comentarios y sugerencias para mantener los animales en cautiverio. A Melissa Rodríguez, Luis Girón, Katherine Bonilla, Diego Solano, Laura Campos, Laura Bolaños, Juan Carlos Azofeifa y José Zelaya por su compañía en el campo, ayuda para coleccionar depredadores y sugerencias sobre los experimentos. Finalmente, agradezco a Gerardo Chaves (Cachí) por la confirmación en la identificación de los juveniles de *R. marina*.

Bibliografía

- Clerke, R. B., & Williamson, I. (1992). A note on the predation of *Bufo marinus* juveniles by the ant *Iridomyrmex purpureus*. *Australian Zoologist*, 28(1-4), 64-67.
- Crossland, M. R. (1998). Ontogenetic variation in toxicity of tadpoles of the introduced toad *Bufo marinus* to native Australian aquatic invertebrate predators. *Herpetologica*, 364-369.
- Crossland, M. R., & Alford, R. A. (1998). Evaluation of the toxicity of eggs, hatchlings and tadpoles of the introduced toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) to native Australian aquatic predators. *Australian Journal of Ecology*, 23(2), 129-137.
- Daly, J. W. (1995). The chemistry of poisons in amphibian skin. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(1), 9-13.
- Daly, J. W., Myers, C. W., & Whittaker, N. (1987). Further classification of skin alkaloids from neotropical poison frogs (Dendrobatidae), with a general survey of toxic/noxious substances in the amphibia. *Toxicon*, 25(10), 1023-1095.
- Darst, C. R., & Cummings, M. E. (2006). Predator learning favours mimicry of a less-toxic model in poison frogs. *Nature*, 440(7081), 208-211.
- Darst, C. R., Cummings, M. E., & Cannatella, D. C. (2006). A mechanism for diversity in warning signals: conspicuousness versus toxicity in poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(15), 5852-5857.
- Dumbacher, J. P., & Pruett-Jones, S. (1996). Avian chemical defense. In *Current ornithology* (pp. 137-174). Springer US.
- Gunzburger, M. S., & Travis, J. (2005). Critical literature review of the evidence for unpalatability of amphibian eggs and larvae. *Journal of Herpetology*, 547-571.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9pp.
- Hayes, R. A., Crossland, M. R., Hagman, M., Capon, R. J., & Shine, R. (2009). Ontogenetic variation in the chemical defenses of cane toads (*Bufo marinus*): toxin profiles and effects on predators. *Journal of Chemical Ecology*, 35(4), 391-399.
- Heyer, W. R., McDiarmid, R. W., & Weigmann, D. L. (1975). Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica*, 100-111.
- Licht, L. E. (1968). Unpalatability and toxicity of toad eggs. *Herpetologica*, 93-98.
- Llewellyn, J., Bell, K., Schwarzkopf, L., Alford, R. A., & Shine, R. (2012). Ontogenetic shifts in a prey's chemical defences influence feeding responses of a snake predator. *Oecologia*, 169(4), 965-973.
- Maan, M. E., & Cummings, M. E. (2012). Poison frog colors are honest signals of toxicity, particularly for bird predators. *American Naturalist*, 179(1), E1-E14.
- Nonacs, P. & Blumstein, D.T. (2010). Predation risk and behavioral life. En Westneat, D.F. & Fox, C.W. (Ed). *Evolutionary Behavioral Ecology* (pp. 207-225). Nueva York: Oxford University Press, Inc

- Pizzatto, L., Child, T., & Shine, R. (2008). Why be diurnal? Shifts in activity time enable young cane toads to evade cannibalistic conspecifics. *Behavioral Ecology*, 19(5), 990-997.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Savage, J. M. (2002). *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between two continents, between two seas*. Chicago y Londres: The University of Chicago Press.
- Scott, N.J. & Limerick, S. (1991). Reptiles y anfibios. En Janzen, D.H. (Ed). *Historia Natural de Costa Rica* (pp. 355-371). San José: Editorial de la Universidad de Costa Rica
- Skelhorn, J., & Rowe, C. (2005). Frequency-dependent taste-rejection by avian predation may select for defense chemical polymorphisms in aposematic prey. *Biology Letters*, 1(4), 500-503.
- Smith, T. M. & Smith, R. L. (2007). *Ecología*. 6° Edición. Madrid: Pearson Education S.A.
- Szelistowski, W. A. (1985). Unpalatability of the poison arrow frog *Dendrobates pumilio* to the ctenid spider *Cupiennius coccineus*. *Biotropica*, 17(4), 345-346.
- Toledo, L. F. (2005). Predation of juvenile and adult anurans by invertebrates: current knowledge and perspectives. *Herpetological Review*, 36(4), 395-399.
- Toledo, L. F., Ribeiro, R. S., & Haddad, C. F. (2007). Anurans as prey: an exploratory analysis and size relationships between predators and their prey. *Journal of Zoology*, 271(2), 170-177.
- Wassersug, R. (1971). On the comparative palatability of some dry-season tadpoles from Costa Rica. *American Midland Naturalist*, 101-109.
- Wells, K. D. (2010). *The ecology and Behavior of Amphibians*. University of Chicago Press.
- Zug, G. R., & Zug, P. B. (1979). *The marine toad, Bufo marinus: a natural history resume of native populations*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.



Figura 1. Contenedor con dos sapos *Incilius aucoinae* separados con un cartón, donde se llevaron a cabo los experimentos de depredación.

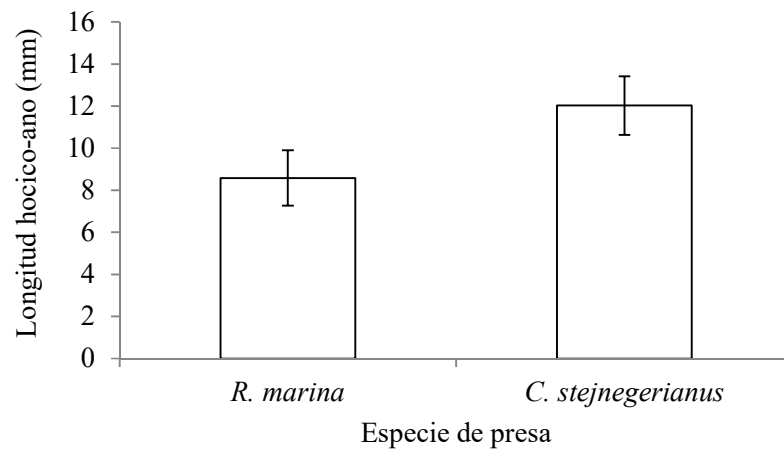


Figura 2. Promedio y desviación estándar de la longitud hocico-ano de las especies de presa.

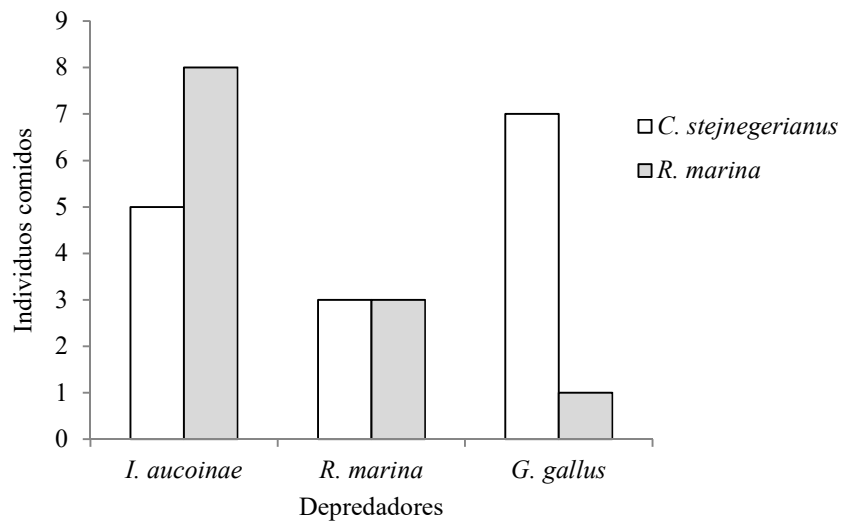


Figura 3. Individuos comidos de las dos especies de presa de acuerdo a la especie de depredador.

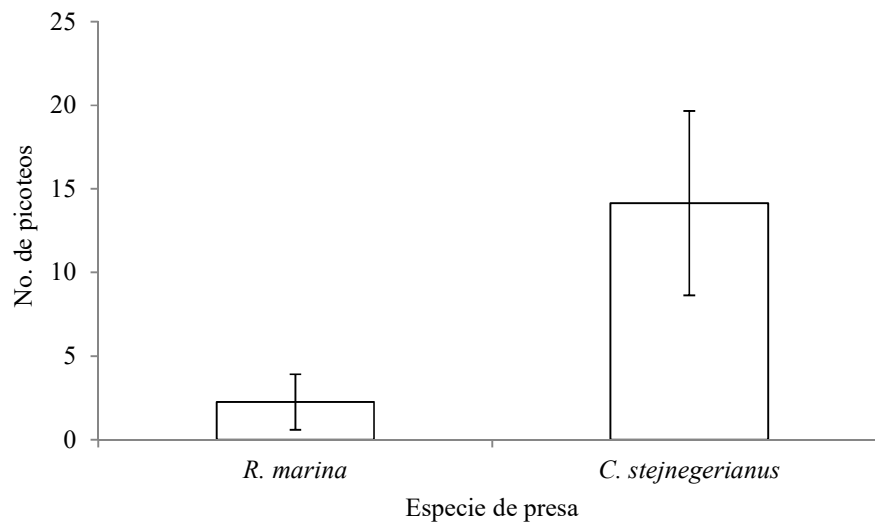


Figura 4. Promedio y desviación estándar del número de picoteos por parte de los pollitos (*Gallus gallus*) de acuerdo a la especie de presa.

Uso de muestreo de distancia y playbacks para estimar la abundancia y densidad del ave *Thamnophilus bridgesii* (Thamnophilidae) en un bosque lluvioso en el Pacífico Sur de Costa Rica

Daniel Arauz¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, darauz18@gmail.com

Resumen: Debido al aislamiento geográfico, los bosques lluviosos del Pacífico Sur de Costa Rica presentan un alto endemismo y una gran riqueza biológica. Sin embargo su alteración podría estar afectando las poblaciones de aves que habitan estos sitios. De esta manera, el conocimiento de las comunidades de aves es básico para estudios demográficos y ecológicos que puedan brindar información para un mejor manejo de la zona. Los datos de densidad son necesarios para calcular el tamaño de la población y su abundancia. Se utilizó el método de muestreo de distancia combinado con playbacks para calcular la densidad de la especie de ave *Thamnophilus bridgesii* en un bosque lluvioso localizado en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. Se dieron 72 registros de *T. bridgesii* para una densidad de 5.77 ± 0.81 individuos/hectárea. Los datos muestran una densidad mayor a las reportadas previamente para la especie en zonas cercanas. Sugiriendo que el método de playback es eficiente al aumentar la probabilidad de detección de la especie pero al mismo tiempo se podría estar dando una sobreestimación de la densidad.

Palabras clave: población, abundancia, Thamnophilidae, vocalizaciones, Golfito

El bosque lluvioso de las tierras bajas del pacífico sur de Costa Rica constituye el único fragmento de bosque lluvioso tropical en las tierras bajas del pacífico centroamericano (Hartshorn 1983). En Costa Rica, estos bosques se encuentran relativamente aislados de otras áreas boscosas, incluyendo los bosques de las tierras bajas de la región atlántica del país (Stiles 1983).

El aislamiento geográfico de esta zona de Costa Rica, ha favorecido el alto endemismo y una gran riqueza biológica (Stiles & Skutch 1989, Chaves *et al.* 2005). Sin embargo, la alta tasa de deforestación a la que han sido sometidos los bosques de la zona (Lobo *et al.* 2007) ha reducido notablemente su cobertura boscosa y ha llevado a la fragmentación de los bosques que aún quedan (Barrantes & Lobo 2005, Lobo *et al.* 2007). Debido a la distribución restringida y la baja densidad típica de la gran mayoría de aves tropicales (Bierregaard *et al.* 1992), la destrucción y fragmentación de estos bosques podría representar una seria amenaza para muchas de las especies de aves habitante de esta zona (Pereira & Barrantes 2009).

El conocimiento sobre las comunidades de aves en la zona es básico para estudios biogeográficos y ecológicos. Particularmente, son necesarios los datos de densidad poblacional en la zona para calcular el tamaño poblacional y su abundancia (Stevenson 1996). En aves, la densidad poblacional se define como el número de individuos por unidad de área, dependiendo, en parte, de la disponibilidad de hábitat adecuado para cada especie lo cual afecta el éxito reproductivo y su capacidad de dispersión (Willson & Armesto 2003). En aves silvestres, el conocimiento de la densidad y el tamaño poblacional ha sido utilizado como una medida de salud de la especie (Gaitán 2013).

Tomando esto en cuenta, el objetivo de esta investigación es la de proporcionar índices de abundancia y densidad para una especie endémica de ave paseriforme que habita el pacífico sur de Costa Rica. *Thamnophilus bridgesii* (Thamnophilidae) es un ave de 16.5 cm que habita el soto bosque y se alimenta principalmente de insectos, es una especie altamente vocal y se observa comúnmente en bosques en regeneración, además, es una especie endémica del Pacífico Sur de Costa Rica y Oeste de Panamá (Stiles & Skutch 1989). Para realizar las estimaciones se utilizará el método de muestreo de distancia, combinado con playbacks de vocalizaciones para facilitar la observación de los individuos. Los resultados serán comparados con otras investigaciones donde se reportan densidades para estas especies en zonas bosque lluvioso cercanas a la zona en estudio (Pereira & Barrantes 2009, Leavelle 2013)

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó del 23 de Enero al 3 de Febrero del 2015, en las cercanías del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (RNVSG), de acuerdo a la clasificación de Holdridge, la zona se considera un bosque muy húmedo tropical (Centro Científico Tropical 2005). En Golfito, la temperatura promedio anual llega a 26° Celsius, con una mínima promedio de 21° C y una máxima de entre 29° y 32°. La zona presenta alta humedad, y la precipitación anual oscila entre 4500 mm en la parte exterior de la bahía y 5000-5500 mm en la parte exterior (Lobo & Bolaños 2005)

Para estimar la abundancia y densidad de la especie en estudio, se utilizó el método de muestreo de distancia en un transecto de puntos (Thomas *et al.* 2002, Chavez-Leon & Velásquez 2004). Se realizaron dos transectos (Lechería y Quebrada), colocados sobre la carretera, de 1500 m cada uno y separados aproximadamente por 1 km, adentro del RNVSG. En cada transecto, se colocaron 15 puntos (estaciones de muestreo) separados por 100 m el uno del otro (15 puntos por transecto). Los muestreos se realizaron diariamente de 6:00 a.m. a 10:00 a.m., se visitó cada estación de muestreo, donde se reprodujo un playback del canto de la especie por 5 min. Para eliminar el efecto de la hora sobre la actividad de las aves, se alternó el orden de visita a los puntos de muestreo, de esta manera se visitaron los puntos del 1 al 15, iniciando a las 6:00 a.m. y de igual manera del 15 al 1 iniciando a las 6:00 a.m. Se realizaron 4 réplicas en cada sitio, una réplica cada día.

Los playbacks fueron descargados de la página web www.xeno-canto.org, posteriormente los archivos fueron normalizados y editados utilizando el software Adobe Audition 1.5. Durante los 5 min de muestreo se anotó la cantidad de individuos observados y la cantidad de individuos escuchados. Además, se calculó el tiempo transcurrido desde el inicio de la reproducción del playback hasta la detección, ya sea visual o auditiva del primer individuo observado en el muestreo y se estimó la distancia entre este y la fuente de reproducción del playback.

Para estimar la densidad de cada especie en las zonas de estudio, se utilizó la fórmula establecida por Thomas *et al.* (2002):

$$D = \frac{n}{k \pi w^2}$$

Dónde n es el número de individuos detectados en cada transecto, k es el número de puntos totales (30) y w es la distancia máxima estimada en la totalidad de los puntos. En cuanto al análisis estadístico se realizó una prueba de *t-student* para comparar las abundancias promedio por estación de muestreo en cada uno de los transectos.

Resultados

Se obtuvieron 135 registros auditivos (69) y visuales (66) de *T. bridgesi*. Los datos obtenidos a través de las 4 réplicas en los 30 puntos de muestreo muestran que aproximadamente el 50% de las detecciones del primer individuo observado en el muestreo ocurren durante los primeros 180 s (3 min) del playback reproducido (Figura 1).

En cuanto a la abundancia, se dieron registros tanto auditivos como visuales en el 96.6% de los puntos muestreados (todos los puntos a excepción de uno). Se dieron 71 registros en el transecto en la Lechería, 42 visuales y 29 auditivos. Mientras que en la Quebrada se dieron 24 registros visuales y 40 registros auditivos, para un total de 64 registros. Asumiendo que los individuos mantuvieron el mismo territorio durante los días de muestreo, se calculó un promedio de la totalidad de registros en cada una de las estaciones de muestreo como índice de abundancia (Cuadro 1) y se realizó una prueba de *t-student* para comparar ambos sitios ($t=0.58$, $gl=14$, $p=0.56$).

Para calcular la densidad se utilizaron los 30 puntos muestreados (k), la cantidad de individuos observados en cada réplica (n) y la mayor distancia registrada en la totalidad de los muestreos ($w = 15$ m). Utilizando estos valores se calculó una densidad promedio de 5.8 ± 0.8 individuos/hectárea por réplica.

Lo más común fue observar tanto individuos solitarios (28) cómo parejas (27) en las estaciones de muestreo, ocasionalmente se observaron tres individuos en la misma estación (15) y en muy raras ocasiones se observaron cuatro individuos (2) durante una misma sesión de playback. Tanto machos como hembras respondieron al playback, sin embargo estos datos no fueron cuantificados.

Discusión

Una de las funciones de las grabaciones de playback, es la de calcular estimadores de la población en especies crípticas o que habitan lugares de vegetación muy densa, donde la detección es difícil (Bibby *et al.* 2000, Vale *et al.* 2007). La especie *Thamnophilus bridgesii* habita el sotobosque, específicamente en zonas de arbustos densos en los bordes de los bosques, donde se dedica al forrajeo de insectos (Stiles & Skutch 1989). Al haberse detectado en un 96.6% de los puntos muestreados y considerando estudios poblacionales realizados en otras especies de esta misma familia (Morton & Stutchbury 2000, Stouffer 2007, Vale *et al.* 2007, Mattos *et al.* 2009), se considera que la técnica es apropiada para estudiar las poblaciones de *Thamnophilus bridgesii*. De igual manera, al obtenerse un 50% de las respuestas a los tres minutos, se puede considerar que un período de playback de cinco a seis minutos es suficiente para obtener todas las respuestas de los individuos en la zona muestreada (Redpath 1994).

La estimación de la densidad obtenida en esta investigación es bastante más alta que las estimaciones previas para esta especie en zonas cercanas. Pereira & Barrantes (2009), utilizando datos colectados entre 1990 y 1991, estimaron que para la Península de Osa la densidad de individuos de *Thamnophilus bridgesii* era de 1.7 ± 1.7 individuos/hectárea. Mientras que Leavelle (2013) reportó una densidad de 0.7 ± 0.1 individuos/hectárea para la misma zona utilizando datos del 2012. Sin embargo, hay que recalcar que estas estimaciones se derivaron de técnicas de muestreo para evaluar toda la comunidad de aves, en donde el investigador debe contar e identificar todas las especies de aves que le sea posible, sin la utilización de playbacks para aumentar la detección de alguna especie en particular.

Se ha documentado que la utilización de estímulos auditivos (playbacks) aumenta considerablemente la detectabilidad de ciertas especies, aquellas que respondan positivamente a la grabación, que por lo general son especies territoriales (Lynch 1995). Turcotte & Desroches (2002), en censos realizados en zonas templadas, encontraron que la abundancia relativa de *Poecile atricapilla* detectada sin realizar estímulos auditivos era de 0.45 ± 0.13 individuos por muestreo (cinco minutos de conteo), mientras que al aplicar playback la abundancia reportada aumentó a 4.73 ± 0.57 individuos por muestreo. Sin embargo, también se ha publicado que la utilización de playbacks genera una sobreestimación en las densidades calculadas (Fuller *et al.* 2002). Se ha documentado que otras especies de este género responden al playback de forma territorial, acercándose agresivamente a la fuente del sonido (Koloff & Mennill 2011). Este comportamiento resultará en una sobreestimación de la densidad, debido a que el individuo será detectado a una menor distancia de la cual se encontraba originalmente y este es un componente importante en la fórmula utilizada en esta investigación. Por otro lado, la magnitud de la sobreestimación aún es desconocida por lo cual este método no es recomendable para calcular densidades absolutas de un sitio, más es completamente funcional a la hora de realizar estudios comparativos entre abundancias y densidades relativas utilizando la misma metodología (Fuller *et al.* 2002).

A manera de conclusión, se obtiene que utilizando el método de playbacks se obtienen densidades mayores en comparación a métodos donde estos no se utilizan. Esto podría deberse tanto a un aumento en la detectabilidad de los individuos como a un error asociado al comportamiento de la especie. Tomando esto en cuenta esta investigación no podría inferir sobre la densidad absoluta de la especie en la zona, sin embargo, si en futuras investigaciones se realizara una metodología similar podría brindar información importante como una línea base para la comparación de dichos resultados.

Agradecimientos

Se le agradece a Luis Sandoval por ayudarme a desarrollar la metodología. A Jeffrey, Fede, Mau y Alvaro que como coordinadores del curso de Biología de Campo nos brindaron toda la ayuda y herramientas necesarias para llevar a cabo esta investigación.

Bibliografía

- Barrantes, G. & J. Lobo. (2005). *Protección de áreas silvestres en el bosque lluvioso del Pacífico húmedo de Costa Rica*, p. 241-252. In J. Lobo & F. Bolaños (eds.). *Historia Natural de Golfito, Costa Rica*. InBio, Heredia, Costa Rica.
- Bibby, C. J., Burgess, N. D., Hill, D. A. & Mustoe, S. (2000) *Bird census techniques*. 2 edición. New York: Academic Press.
- Bierregaard, R. O., T. E. Lovejoy, V. Kapos, A. A. dos Santos & R. W. Hutchings. (1992). The biological dynamics of tropical rainforests fragments. *BioScience*, 42, 859-866.
- Chaves, J., G. Barrantes & A. I. Pereira. (2005). *La avifauna de Golfito*, p. 215-228. En J. Lobo & F. Bolaños (eds.). *Historia Natural de Golfito, Costa Rica*. InBio, Heredia, Costa Rica.
- Chávez-León, G., & Velázquez, A. (2004). Abundance and distribution of the Long-tailed Wood-Partridge (*Dendrortyx macroura*) in a temperate coniferous forest. *Journal of Field Ornithology*, 75(4), 345-352.
- Fuller, R. A., Akite, P., Amuno, J. B., Fuller, C. L., Ofwono, J. M., Proaktor, G., & Ssemmanda, R. (2012). Using playback of vocalisations to survey the Nahan's francolin, a threatened African forest galliform. *Ostrich*, 83(1), 1-6.
- Gaitán, C. (2013). Temporada reproductiva y densidad poblacional en tres especies de aves de la familia Thamnophilidae del bosque seco tropical en el departamento de Tolima (Tesis de grado). Tolima, Colombia. Universidad de Tolima.
- Hartshorn, G. S. (1983). Plants. Introduction, p. 118-157. In D.H. Janzen (ed.). *Costa Rican natural history*. University of Chicago, Chicago, Illinois, USA.
- Koloff, J., & Mennill, D. (2011). Aggressive responses to playback of solos and duets in a Neotropical antbird. *Animal Behaviour*, 82(3), 587-593.
- Leavelle, K.M. (2013). Avian Inventory and Monitoring Report for Osa Conservation Properties at Cerro Osa and Piro Research Stations, Osa Peninsula, Costa Rica. Technical Report for Osa Conservation. p 36. Washington, DC.
- 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) y *Peltogyne purpurea* (Caesalpinaceae), two endemic timber species of southern Central America. *Forest Ecology and Management*, 245, 88-95.
- Lynch, J. F. (1995). Effects of point count duration, time-of-day, and aural stimuli on detectability of migratory and resident bird species in Quintana Roo, Mexico. *Monitoring bird populations by point counts*. *USDA Forest Service General Technical Report 149*, 149-155.
- Mattos, J. C., Vale, M. M., Vecchi, M. B., & Alves, M. A. S. (2009). Abundance, distribution and conservation of the Restinga Antwren (*Formicivora littoralis*). *Bird Conservation International*, 19(04), 392-400.

- Morton, E. S., & Stutchbury, B. J. (2000). Demography and reproductive success in the Dusky Antbird, a sedentary tropical passerine. *Journal of Field Ornithology*, 71(3), 493-500.
- Pereira, A. I., & Barrantes, G. (2009). Distribución y densidad de la avifauna de la Península de Osa, Costa Rica (1990-1991). *Revista de Biología Tropical*, 57(1), 323-332.
- Redpath, S. M. (1994) Censusing Tawny Owls (*Strix aluco*) by the use of imitation call. *Bird Study*, 41(3), 192-198.
- Stevenson, P. R. (1996). Censos diurnos de Mamíferos y algunas Aves de gran tamaño en El Parque Nacional Tinigua, Colombia. *Universitas Scientiarum*, 3 (2), 67-81.
- Stiles, F. G. (1983). Birds. Introduction, p. 502-530. In D.H. Janzen (ed.). *Costa Rican Natural History*. University of Chicago, Chicago, Illinois, USA.
- Stiles, F. G. & A. Skutch. (1989). *A guide to the birds of Costa Rica*. Cornell University, Ithaca, New York, USA.
- Stouffer, P. C. (2007). Density, territory size, and long-term spatial dynamics of a guild of terrestrial insectivorous birds near Manaus, Brazil. *The Auk: Ornithological Advances*, 124(1), 291-306.
- Thomas, L., Buckland, S. T., Burnham, K. P., Anderson, D. R., Laake, J. L., Borchers, D. L., & Strindberg, S. (2002). Distance sampling. *Encyclopedia of environmetrics* 2.
- Turcotte, Y., & Desrochers, A. (2002). Playbacks of mobbing calls of Black-capped Chickadees help estimate the abundance of forest birds in winter. *Journal of Field Ornithology*, 73(3), 303-307.
- Vale, M. M., Bell, J. B., Alves, M. A. S. & Pimm, S. L. (2007) Abundance, distribution, and conservation of *Cercomacra carbonaria* and *Synallaxis kollari*. *Bird Conservation International*, 17, 245–257.
- Willson, M. F. & Armesto, J. J. (2003). Efectos de la fragmentación de bosques para las aves de los bosques australes chilenos. *Revista Ambiente y Desarrollo*, 10 (3-4), 54-59.

CUADRO 1

Promedio y desviación estándar de registros (visuales + auditivos) de *Thamnophilus brigesii* en cada uno de los puntos muestreados en cada transecto en el RNVSG entre los días 23 de Enero y 3 de Febrero del 2015.

Punto	Sitio			
	Lechería		Quebrada	
	Promedio	Desv.est	Promedio	Desv.est
1	0.8	1.0	1.3	0.1
2	0.8	1.0	1.0	2.0
3	1.3	1.0	1.5	1.3
4	1.0	0.8	0.3	0.5
5	1.3	1.0	0.8	0.3
6	1.5	1.3	0.3	0.5
7	1.3	1.3	1.8	0.5
8	1.3	1.5	1.3	1.3
9	1.8	1.7	1.5	1.3
10	1.3	1.5	1.8	1.3
11	2.3	1.0	0.5	1.0
12	1.3	1.3	0.3	0.5
13	0.8	0.5	0.8	0.9
14	1.5	1.3	1.8	1.3
15	0.0	0.0	1.5	1.2

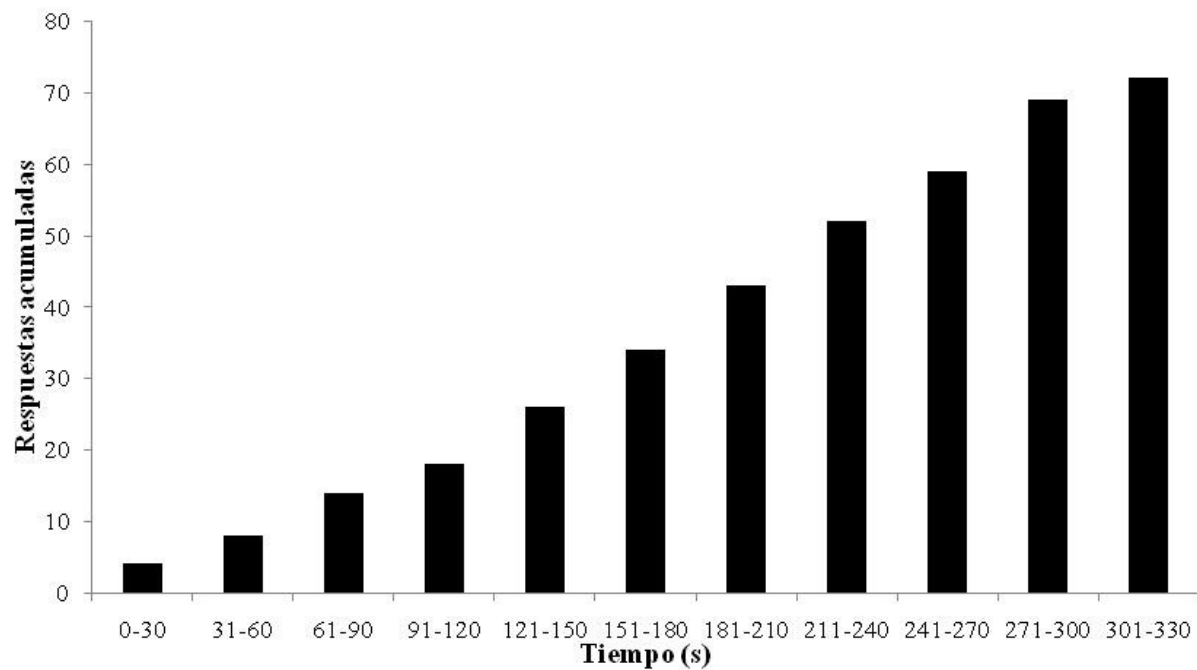


Figura 1. Tiempo que tomó a los individuos de *Thamnophilus bridgesii* responder al playback aplicado durante el muestreo en el RNVSG entre los días 23 de Enero y 3 de Febrero del 2015.

Preferencia entre *Carludovica palmata* y *C. rotundifolia* (Cyclanthaceae) como sitios de refugio por *Dermanura watsoni* (Phyllostomidae: Stenodermatinae) en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica

Melissa Rodríguez-Girón¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; melissa.rg784@gmail.com

Resumen: Los murciélagos de la familia Phyllostomidae, especialmente de la subfamilia Stenodermatinae, utilizan o modifican hojas como refugio, las cuales son conocidas como “tiendas”. Dentro de los Stenodermatinae, *Dermanura watsoni* es el que utiliza mayor diversidad de plantas como refugio. Para el presente estudio se evaluó la preferencia entre *Carludovica palmata* y *Carludovica rotundifolia* (Cyclanthaceae) como sitios de refugio por *D. watsoni* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Para ello se contabilizaron las plantas, hojas y número de tiendas en las dos especies de Cyclanthaceae a lo largo de 10 parcela rectangulares de 500 x 20 m. Adicionalmente se clasificaron y contabilizaron las formas geométricas de los cortes en las tiendas y se determinó la distribución espacial en dichas formas. En total se contabilizaron 1787 plantas de *C. palmata* y 640 de *C. rotundifolia* con 9222 hojas vs. 3732 respectivamente. En cuanto a las tiendas, se encontraron 307 tiendas en *C. palmata* y 51 en *C. rotundifolia*. La especie *C. palmata* presenta mayor densidad y mayor cantidad de formas geométricas, siendo la de tipo “diamante” la más abundante. Finalmente muchas de las formas geométricas presentaron una distribución agrupada. Con esto se determina que *D. watsoni* tiene preferencias por algunos tipos de plantas incluso entre dos especies muy similares, además la variedad en las formas geométricas y su distribución espacial muestran la diversidad de arquitecturas que habita *D. watsoni*, y que podría ser un comportamiento aprendido de una generación a otra o ser características de la hoja que determinen las formas; esto demuestra que aún hay mucho que estudiar sobre el proceso de construcción de estas arquitecturas por los murciélagos.

Palabras clave: Densidad, distribución, formas geométricas, tiendas.

La habilidad de construir estructuras por parte de diferentes grupos de animales se sabe que ha evolucionado de manera independiente en varios grupos (Hansell, 2005). Además se conoce que para el grupo de los mamíferos, muchas especies utilizan diversos tipos de estructura como refugio y estos refugios constituyen parte vital del ciclo de vida de las especies (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007). Muchas veces el tipo de refugio permite que los animales puedan reducir su nivel de parasitismo, depredación y los protege de condiciones ambientales, así como puede aumentar o reducir su éxito reproductivo (Rodríguez-Herrera, 2007; Kunz & Lumsden, 2003).

La mayoría de especies de murciélagos se refugia en estructuras como troncos huecos, cuevas, puentes, edificios o en el follaje, sin embargo, un grupo de aproximadamente 22 especies de murciélagos a nivel mundial se conoce que modifican hojas como refugio el cual se conoce como “tienda” (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007; Timm, 1987). Dentro de estas especies la mayoría son de la familia Phyllostomidae, y pertenecen a la subfamilia Stenodermatinae, en la cual, *Dermanura watsoni* es el que se ha documentado que utiliza mayor diversidad de plantas como refugio y que es capaz de construir una alta variedad de formas (aproximadamente 20 tipos) (Stoner, 2000; Kunz *et al.*, 1994; Timm, 1987).

Algunas de las familias de plantas que se han registrado para *D. watsoni* son Araceae, Heliconiaceae, Marantaceae, Musaceae y Cyclanthaceae. La selección y preferencia de las plantas por *D. watsoni* ha sido estudiada anteriormente en *Heliconia* (Timm, 1987), *Asterogyne martiana* (Stoner, 2000), *Anthurium ravenii* (Crawford, 2007; Choe & Timm, 1985), *Asplundia* (Crawford, 2007) y *Carludovica palmata* (Gutiérrez-Sanabria, 2015; Crawford, 2007; Timm, 1987). Sin embargo, nunca se ha comparado dos especies de *Carludovica* para ver si existe preferencia en el uso de una de las dos especies como refugio por este murciélago.

De otros estudios se conoce que *C. palmata*, es una de las plantas más usadas como refugio por *D. watsoni* ya que es una especie que proporciona recurso por mucho más tiempo en comparación a otras (16 meses que puede mantenerse la hoja disponible) (Chaverri & Kunz, 2006). La otra especie *C. rotundifolia* no se menciona en otros estudios y en Costa Rica convergen en algunos sitios en cuanto a distribución, tal es el caso del Pacífico Sur en donde se encuentran presentes las dos especies.

En el presente estudio, se determinó la preferencia de uso entre *C. palmata* y *C. rotundifolia* como sitio de refugio por *D. watsoni* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito. Para las dos especies de plantas se determinaron las diferentes formas geométricas en los cortes de las tiendas, los cuales son brevemente mencionados por Rodríguez-Herrera *et al.* (2007) y Timm (1987), sin embargo, no se ha hecho un análisis específico que contemple las formas geométricas presentes en *Carludovica palmata*. Aquí se mencionan las formas geométricas de los cortes, así como la distribución espacial de cada una de las formas en *C. palmata*, lo que brindará información valiosa de la complejidad en el comportamiento de construcción de murciélagos tienderos como *D. watsoni*.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio: El estudio se realizó en el mes de enero de 2015 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (RNVSG), ubicado en el Pacífico Sur de Costa Rica. Dentro del RNVSG se eligieron cuatro sitios de muestreo: La Lechería, El Naranjal (oficinas MINAE), Barrio Ureña y La Gamba (Figura 1). Golfito está ubicado entre los 8°27' y 8°45' norte y los 83°07' y 83°30' oeste (Morales, 2011).

Especies de estudio: - *Carludovica palmata*; Esta planta es parecida a una palma sin tallo manifiesto. Las hojas presentan forma de abanico, su limbo tiene cuatro lóbulos, cada uno de ellos está dividido en segmentos lineales de forma aguda y su pecíolo mide hasta 3 m de longitud (Mahecha *et al.*, 2004). Se encuentra de los 0 a los 1800 msnm y se distribuye por toda Centroamérica hasta Perú (Caldas, 1979) (Figura 2A). - *Carludovica rotundifolia*; esta planta es muy similar a *C. palmata*, sin embargo, los pecíolos son más pequeños de hasta 2.5 m y en su etapa juvenil puede distinguirse de *C. palmata* porque sus láminas foliares presentan mayor separación entre cada uno de los folíolos que la otra especie (OET, 2013). La distribución de esta especie se restringe a Costa Rica y Panamá, en Costa Rica se encuentra tanto en vertiente pacífica como caribe (Figura 2B).

Recolección de datos: Para determinar si existían preferencias de uso por *D. watsoni* entre *Carludovica palmata* y *C. rotundifolia*, se establecieron 10 parcelas rectangulares, las cuales tenían una longitud de 500 metros y 20 metros de ancho. Las parcelas se nombraron en el siguiente orden: De la parcela 1 al 4 en La Lechería, parcela 5 en el Naranjal, parcelas de la 6 al 9 en la Gamba y alrededores y parcela 10 en el Barrio Ureña (Figura 1).

Previo a la toma de datos, se observaron individuos de murciélagos habitando algunas tiendas del género *Carludovica* y se pusieron redes de neblina en diferentes puntos de La Lechería por tres noches, y tanto en las observaciones como en las capturas se tuvieron varios individuos de *D. watsoni*, por lo que se asume (como hacen otros estudios) que es muy probable que *D. watsoni* sea la especie de murciélago construyendo y haciendo uso de las tiendas en los dos géneros de *Carludovica*.

Para estimar la densidad de tiendas por sitio se hizo contabilizando en dichas parcelas la cantidad de plantas por especie y hojas por planta, así como la cantidad de tiendas dentro de la parcela.

En las tiendas encontradas, se anotó si estas estaban habitadas en ese momento o no y en caso de estar habitadas se anotaba la cantidad de murciélagos en ellas para calcular un porcentaje de ocupación. Además, se anotó la forma geométrica de la tienda, ya que aunque en el género *Carludovica* solo se han reportado tiendas tipo “sombrilla” (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007), dentro de este tipo de tienda los murciélagos pueden hacer cortes que constituyan diversas formas geométricas como: circular, semicircular, ovoide, de corazón, espátula, que han sido reportados anteriormente y diamante, triangular,

rara, combinada, diagonal y rombo descritos en el presente estudio. Con esta información se determinó si un tipo de forma en dichas tiendas era más abundante que las demás.

Finalmente con la información de las formas, se hicieron dentro de cada parcela, cinco sub-parcelas de 100 x 20 m, las cuales se establecieron para determinar si la distribución espacial de las formas encontradas eran aleatorias, uniformes o agrupadas.

Análisis estadístico: Para determinar si existen diferencias en la densidad de tiendas de las dos especies de *Carludovica* por parcela se comparó la densidad de tiendas por número de plantas y número de hojas por parcela, (considerando que el recurso en sí son las hojas) y en este caso se realizó una prueba de Wilcoxon. Es importante aclarar que para este análisis se eliminó la parcela 6, ya que en dicha parcela no se encontró la especie *C. rotundifolia*.

Para determinar la proporción de tiendas que estaban ocupadas se dividió el total de tiendas encontradas entre la cantidad de tiendas con murciélagos (ocupadas) por parcela. Las frecuencias de cada forma geométrica de tienda por especie se compararon con una prueba de χ^2 para ver si las abundancias en las formas en una especie comparada con la otra eran diferentes.

Para ver si las formas geométricas de las tiendas en el espacio tenían una distribución aleatoria, uniforme o dispersa, primero se analizaron bajo el índice de similaridad de Bray-Curtis (Clarke & Warwick, 2001), con el cual se hizo un Análisis de Similitudes (ANOSIM), en el cual el coeficiente R indica el porcentaje de disimilitud o variación entre las formas presentes en los sitios.

Se realizó una prueba de Porcentajes de Similaridad (SIMPER) para observar cuales formas geométricas marcan la similitud dentro de una misma parcela y así ver si las formas en las dos especies podían analizarse juntas o debían hacerse de forma independiente por especie. Como los resultados indicaron hacer los análisis de forma independiente para las especies, se estimó el Coeficiente de Dispersión o variación (CD) para cada forma en cada parcela de acuerdo a Bolaños & Chacón (2009), solo para la especie *C. palmata* que era la única que presentaba los 10 tipos de formas geométricas encontradas. Todos los análisis estadísticos se realizaron en Excel© y PAST 3.x.

Resultados

Densidad y porcentaje de ocupación de las tiendas por especie de planta: En total para el estudio se contabilizaron 1787 plantas (9222 hojas) de *Carludovica palmata* y 640 plantas (3732 hojas) de *Carludovica rotundifolia* en las 10 parcelas. En cuanto a las tiendas, se encontraron 307 tiendas en *C. palmata* y 51 en *C. rotundifolia* (Cuadro 1).

La densidad de tiendas por planta fue mayor en *C. palmata* que en *C. rotundifolia* ($Z = -2.83$, g.l.= 4, $p=0.004$; Figura 3). La misma tendencia se dio al estimar la densidad de tiendas por cantidad de hojas por especie en el área de todas las parcelas ($Z = -2.83$, g.l.= 4, $p=0.004$).

Con respecto a la ocupación de las tiendas, solo en cuatro de las 10 parcelas se encontraron tiendas siendo ocupadas en *C. palmata* con un porcentaje de ocupación promedio de 4.38% ($n=251$). La especie *C. rotundifolia*, se encontró ocupada solo en una parcela y mostró un porcentaje promedio de ocupación de 6.82% ($n=44$) entre todas las parcelas (Figura 4).

Formas de las tiendas y su distribución: Con respecto a los cortes de las hojas que forman las tiendas de tipo sombrilla en las dos especies de *Carludovica*, se encontraron 10 formas geométricas en total (circular, combinada, corazón, diagonal, diamante, espátula, no determinada, rara, rombo y triangular) (Figura 5), de las cuales, se observaron tiendas de los 10 tipos en *C. palmata*, mientras que en *C. rotundifolia* solo se observaron tiendas de cinco tipos de forma. La abundancia de las diferentes formas varió ($\chi^2=25.69$, g.l.=9, $p=0.002$), la de tipo diamante, fue la forma más abundante en las dos especies de planta, seguida de la de tipo rombo y rara (Figura 6).

La diversidad de las formas muestra disimilitud entre las dos especies de *Carludovica* ($R=0.493$, $p<0.004$), lo que indica que a la hora de hacer los análisis de Coeficiente de Dispersión o variación (CD) la distribución entre las formas por especie de planta debían analizarse por separado. Esto se respaldó con los porcentajes de similaridad (SIMPER) el cual muestra que las formas que están contribuyendo más a las similitudes dentro de los sitios y las diferencias entre sitios son diamante, rara, rombo y espátula (Cuadro 2).

El CD se calculó solo para *C. palmata* en las diferentes parcelas, considerando que en esta especie estaban presentes los 10 tipos de formas encontradas durante el estudio. Los resultados del valor de CD fueron variables dependiendo de la parcela, sin embargo, para la forma más encontrada que fue la de tipo diamante, en cuatro parcelas tenían una distribución agrupada con un valor de CD mayor a 1 (Bolaños & Chacón, 2009), con valores significativos en las parcelas 2, 4, 8 y 10 (Cuadro 3) (Figura 7A). De igual forma, para la forma tipo espátula (Figura 7B), esta mostró distribución agrupada significativa para la parcela 3 ($\chi^2=12$, g.l.=4, $p<0.025$) y parcela 4 ($\chi^2=16$, g.l.=4, $p<0.005$). Otra forma en mostrar significancia en su distribución agrupada de acuerdo al Coeficiente de dispersión fue la triangular en las parcelas 4 ($\chi^2=19.4$, g.l.=4, $p<0.001$) y parcela 8 ($\chi^2=12$, g.l.=4, $p<0.025$) (Figura 7C). Finalmente, las formas de tipo rara y rombo, también mostraron significancia en la distribución agrupada en al menos una parcela (Figura 7D y Figura 7E).

Discusión

A pesar de haber mucho recurso disponible, tomando en cuenta la cantidad de hojas de las dos especies de *Carludovica*, la escogencia de una determinada hoja por *D. watsoni* podría estar determinada por la altura, ángulo del tallo, edad de la hoja, cobertura del sotobosque, entre otros factores (Stoner 2000; Gutiérrez-Sanabria 2015). Estas variables también fueron observadas en la preferencia de selección de hojas de *Anthurium ravenni* por *D. watsoni* (Choe & Timm 1985). Otras especies de murciélagos que construyen tiendas tienen requerimientos similares u otros adicionales como *Ectophylla alba*, *Uroderma convexum*, entre otros (Timm & Lewis 1991; Brooke 1987). Sin embargo, para el presente estudio no se determinaron esas variables que determinaban si hojas de *C. palmata* o *C. rotundifolia* eran o no usadas.

Este es el primer estudio en el que se comparan dos especies simpátricas del género *Carludovica* en cuanto a la preferencia que puede tener *D. watsoni* a la hora de seleccionar en donde construir su refugio. La preferencia por utilizar más *C. palmata* que *C. rotundifolia* puede deberse a las diferencias que existen en la separación de los folíolos entre las especies, aunque no se midió si esta separación era significativamente diferente, a simple vista puede verse que las pinnas en cada folíolo son más cerrados para *C. palmata* que para *C. rotundifolia*.

Crawford (2007), menciona que al comparar diferentes especies y géneros de plantas que utiliza *D. watsoni* para construir sus tiendas, uno puede saber si existe preferencia de una planta por sobre otra, y que muchas veces estas diferencias se deben a las características de área foliar, duración del recurso y dureza de la hoja (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007).

Para el presente estudio, la presencia o ausencia de otras especies utilizadas por *D. watsoni* para construir tiendas en las parcelas, puede estar creando variaciones en la densidad de tiendas encontradas en cada parcela, que aunque no se estimó la abundancia de las otras especies como algunas plantas del género *Heliconia*, *Pentagonia*, *Calathea*, *Astrocaryum*, *Asterogyne* y algunas Araceae como *Rhodospatha*, si se observaron tiendas en estas especies en algunas parcelas y está documentado que son plantas utilizadas por *D. watsoni* (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007). De todos los murciélagos que construyen tiendas, *D. watsoni* es el murciélago que utiliza más cantidad de plantas (más de 20 especies) y que puede construir diversos tipos de tienda dependiendo de la planta (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007; Chaverri & Kunz, 2006; Choe & Timm 1985).

El porcentaje de ocupación fue menor que el encontrado por Gutiérrez-Sanabria (2015) en la Estación Piro del Área de Conservación Osa, quien de 28 tiendas encontradas de *C. palmata* tuvo un porcentaje de ocupación del 17% vs. un 4.38% de ocupación para *C. palmata* en el presente estudio. Estas

diferencias pueden deberse a que en el área de estudio, habían otras especies de plantas que *D. watsoni* también utiliza como refugio y que podrían ser más abundantes que *C. palmata*.

Para las diferentes formas geométricas que es capaz de construir *D. watsoni* en el género *Carludovica* no se han encontrado otros estudios que mencionen esto, solo la información proporcionada por (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007). El tipo de tienda que se observa en esta especie es del tipo “sombrija” y que en este tipo de arquitectura se han encontrado formas como circular, semicircular, ovoide, de corazón y de espátula. En este trabajo se encontraron nuevas formas geométricas además de las mencionadas por Rodríguez-Herrera *et al.* (2007), que son la de tipo diamante, rombo, triangular, rara y combinada.

Las formas geométricas que presentan las tiendas tipo sombrilla de *Carludovica* podrían estar determinadas por características de la hoja que difieren entre las especies, por ejemplo el largo de la vena central, así como el largo de las venas secundarias, la distancia de separación entre un folíolo y el ángulo que existe entre el final del pecíolo y el espacio donde inicia la lámina foliar, así como la dureza de la hoja en la parte de las venas accesorias. Futuros estudios que busquen describir estos tipos de formas deberían medir estas variables para determinar que variables en la hoja permiten que exista un tipo específico de forma.

En el caso de la forma tipo rombo y diagonal, estas bien podrían ser tiendas a media construcción o que por la necesidad del recurso el murciélago no invierta mucho tiempo ni energía en su construcción, pues dependiendo la cantidad de cortes puede aumentar el costo energético para el murciélago, que se ha determinado que en las tiendas tipo sombrilla los murciélagos podrían realizar hasta 60 cortes (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007). Sin embargo, aún falta documentar más detalladamente como *D. watsoni* construye las tiendas en este género de planta, lo que contribuiría a encontrar una explicación a varias interrogantes.

En cuanto a la distribución de la forma geométrica de las tiendas en el espacio, está relacionada con su abundancia, ya que aquellas formas que no salían agrupadas y más bien se determinaron como aleatorias y uniformes (Bolaños & Chacón, 2009), en muchos casos fue porque había muy pocas tiendas con ese tipo de forma en las parcelas. Anteriormente Rodríguez-Herrera (1995), estudió para el sitio de la Gamba si las tiendas en si tenían una distribución aleatoria o agrupada y se determinó que son agrupadas; ahora, con este estudio, se encontró que además de las tiendas en sí, las formas geométricas en los cortes pueden ser agrupados también.

De acuerdo a Chaverri y Kunz (2006) los murciélagos utilizan varias tiendas en un área restringida para escapar de depredadores principalmente y para tener refugios cercanos disponibles en caso pierdan una de las tiendas por caducidad de la hoja, por lo tanto, cuando hay una forma geométrica específica, es posible encontrar muchas formas de este tipo en el mismo lugar.

A pesar que anteriormente no se ha trabajado con los tipos de forma en la tienda tipo sombrilla de *Carludovica*, se podría esperar que un mismo murciélago y sus parientes, podrían estar habitando sitios cercanos y por lo tanto, si la construcción es un proceso de aprendizaje, aquellos que aprendan o hereden el conocimiento de hacer un tipo de forma, construirán tiendas cercanas de dicha forma y así poder refugiarse y cumplir necesidades de reproducción y crianza. Esto podría ser verificado en estudios posteriores que involucre análisis genético para determinar parentesco y con radiotelemetría para establecer los rangos de hogar a nivel de individuos.

Con este trabajo se observa que en el RNVSG se encuentran mayor cantidad de tiendas de *D. watsoni* en *C. palmata* sobre *C. rotundifolia*. Además, con este trabajo se contribuye a la información de las formas que puede presentar las tiendas tipo sombrilla de *Carludovica* y que estas formas tienden a ser más variadas en *C. palmata* que en *C. rotundifolia*. Finalmente, en el caso de las tiendas de formas geométricas que se encontraron en suficiente abundancia, se observa que están distribuidas de manera agrupada en el espacio, lo que a futuro podría permitir estudios con *D. watsoni* a nivel genético para ver parentesco y ver si los murciélagos que presentan una relación familiar se encuentran más en una forma de tienda por sobre otra.

La complejidad de formas observadas en el presente estudio, sugieren como menciona Choe (1994), que estos tipos diversos de arquitectura indican la complejidad de comportamiento en los murciélagos.

Agradecimientos

Agradezco a Luis Girón por el apoyo en la toma de datos y asesoría en los análisis de los datos, así como a Jeffrey Sibaja por su contribución en el análisis estadístico y a Mauricio Fernández Otárola por los comentarios para mejorar el trabajo. Finalmente agradezco a Bernal Rodríguez-Herrera y David Villalobos por apoyarme y contribuir sustancialmente al enfoque del estudio.

Bibliografía

- Bolaños, F. & C. Chacón. 2009. Distribución espacial. En J. Sibaja editor 2014. San José, Costa Rica: Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica: Laboratorio de Ecología General (B-305).
- Brooke, A. P. (1987). Tent construction and social organization in *Vampyressa nymphaea* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 3:171-175.
- Caldas-B. L. (1979) La Flora Ornamental Tropical y El Espacio Urbano Cali, Colombia.
- Chaverri, G. & Kunz, T. H. (2006). Roosting ecology of the Tent-Roosting Bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Southwestern Costa Rica. *Biotropica*, 38(1): 77-84.
- Choe, J. C. and Timm, R. M. (1985). Roosting site selection by *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) on *Anthurium ravenii* (Araceae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1:241-247.
- Choe, J. C. (1994). Ingenious design of tent roost by Peter's tent making bat (*Uroderma bilobatum*) (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Natural History* 28: 731-737.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. (2001). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation (2nd ed). *PRIMER-E Methods Manual*. Plymouth.
- Crawford, J. (2007). Tent attributes and leaf selection among *Artibeus watsoni* (thomas' fruit-eating bat) at Las Cruces Biological Station in: Native American and Pacific islander research experience (Napire) *Program OTS*.
- Gutiérrez-Sanabria, D. R. (2015). Leaf-roost selection of *Carludovica palmata* by tent-making bat *Dermanura watsoni* in Piro Biological Station, Península de Osa, Costa Rica. *Revista Biodiversidad Neotropical* 5(1):23-8.
- Hansell, M. (1993). The ecological impact of animal nests and burrows. *Functional Ecology* 7: 5–12.
- Kunz, T. H., Fujita, M. S., Brooke, A. P., G. F. McCracken. (1994). Convergence in tent architecture and tent-making behavior among neotropical and paleotropical bats. *Journal of Mammalian Evolution* 2: 57-78.
- Kunz, T. H. & L. F., Lumsden, (2003). Ecology of cavity and foliage roosting bats. In Kunz, T. H. & Fenton, M. B. (Eds). *Bat Ecology* (pp 3-87). *University of Chicago Press*, Chicago.
- Mahecha, G., Ovalle, A., Camelo, D., Rozo, A. and D. Barrero. (2004) Vegetación del territorio CAR. 450 especies de sus llanuras y montañas. Bogotá, Colombia.
- Morales, A. 2011. La diversidad marina del Golfo Dulce, pacífico sur de Costa Rica: amenazas a su conservación. *Biocenosis* 24, 9-20.

- Organización de Estudios Tropicales (OET). 2013. Flórula digital de La Selva. Recuperado el 28/11/2015 de <http://sura.ots.ac.cr/florula4/>.
- Rodríguez-Herrera, B. (1995). Observaciones sobre abundancia y distribución de las tiendas construidas en *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae) por *Artibeus watsoni* (Chiroptera) en Golfito, Costa Rica. En F. Bolaños & D. Briceño editores. Curso Biología de Campo (pp. 169-173). Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica: Curso Biología de Campo.
- Rodríguez-Herrera, B., Medellín, R. A. and R. M. Timm. (2007). Murciélagos Neotropicales que acampan en hojas (1ª Ed). San José, Costa Rica: INBio.
- Stoner, K. E. (2000). Leaf Selection by the Tent-Making Bat *Artibeus watsoni* in *Asterogyne martiana* Palms in Southwestern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 16(1): 151-157.
- Timm, R. M. & S. Lewis. (1991). Tent construction and use by *Uroderma bilobatum* in coconut palms (*Cocos nucifera*) in Costa Rica *Bulletin American Museum of Natural History* 206:251-260.
- Timm, R. M. & J. Mortimer. (1987). Selection of roost sites by Honduran white bats, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Ecology* 57:385-389.

CUADRO 1

Número de plantas, hojas y tiendas de *Carludovica palmata* y *Carludovica rotundifolia* en las 10 parcelas establecidos en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito, enero-febrero 2015.

Parcela	Número de plantas		Número de hojas		Número de tiendas	
	<i>Carludovica palmata</i>	<i>Carludovica rotundifolia</i>	<i>Carludovica palmata</i>	<i>Carludovica rotundifolia</i>	<i>Carludovica palmata</i>	<i>Carludovica rotundifolia</i>
1	114	142	659	921	30	4
2	120	42	626	202	34	2
3	103	60	435	298	10	0
4	216	92	1371	628	116	39
5	254	171	1135	861	20	3
6	101	0	427	0	4	0
7	110	27	510	109	10	1
8	308	26	1489	167	44	1
9	106	1	501	10	13	0
10	355	79	2069	536	26	1
Total	1787	640	9222	3732	307	51

CUADRO 2

Porcentaje de contribución de las formas de las tiendas a las diferencias y similitudes entre *Carludovica palmata* y *C. rotundifolia*.

Forma	Promedio disimilitud Bray-Curtis	Contribución (%)
Diamante	27.63	32.13
Rara	20.57	23.92
Rombo	16.33	18.99
Espátula	7.671	8.92
Triangular	7.093	8.248
Circular	1.638	1.905
No determinada	1.545	1.797
Corazón	1.327	1.543
Combinada	1.277	1.485
Diagonal	0.9115	1.06

CUADRO 3

Coefficiente de dispersión o variación (CD) de la forma geométrica tipo diamante en *Carludovica palmata* en las diferentes parcelas y su valor de significancia.

Parcela	Coefficiente de dispersión o variación (CD)	Dispersión	χ^2	P value
2	2.3	Agrupada	9.3	0.05
4	5.4	Agrupada	21.6	<0.001
5	0.2	Uniforme	0.7	>0.5
7	1.0	Aleatoria	4.0	0.0
8	2.4	Agrupada	9.7	<0.05
9	1.5	Agrupada	6.0	0.2
10	2.7	Agrupada	10.8	<0.05

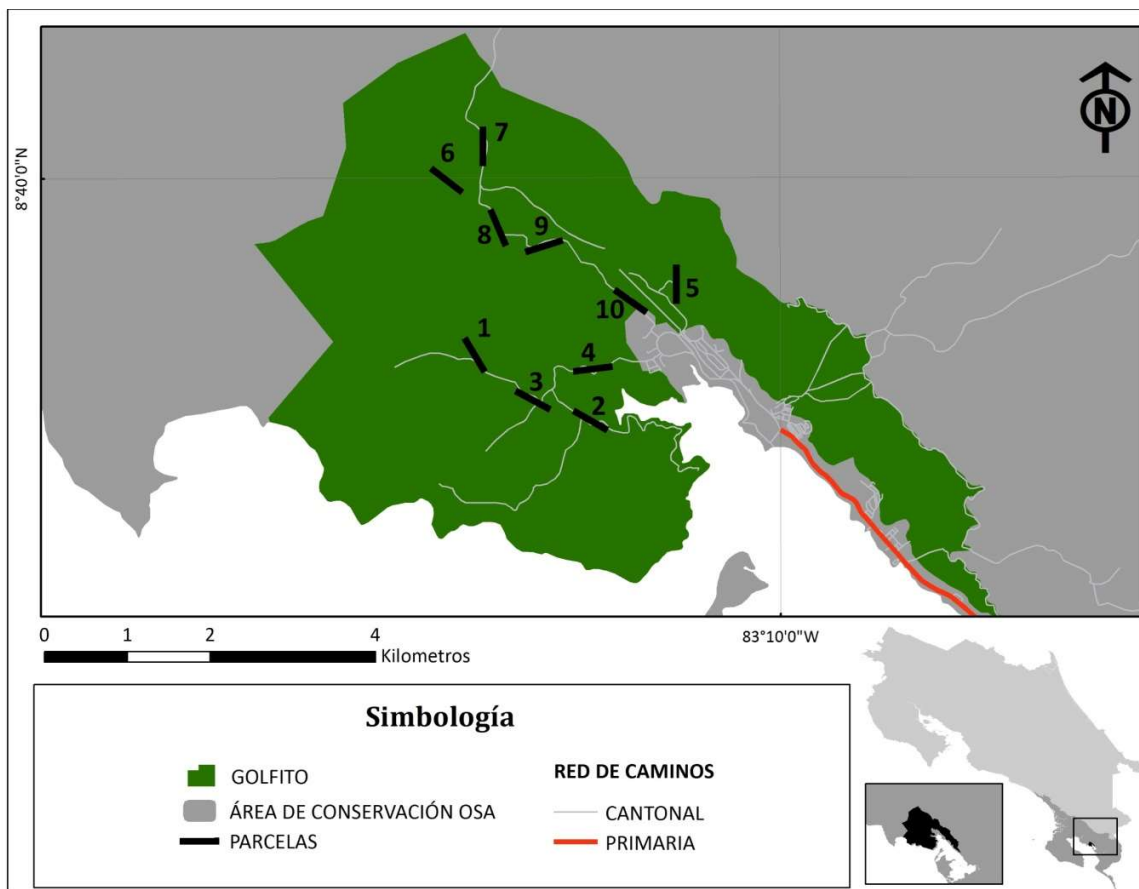


Figura 1. Parcelas muestreadas en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Pacífico Sur de Costa Rica (Parcelas 1, 2, 3 y 4 zona de la Lechería, Parcela 5 El Naranjal, Parcela 6, 7, 8 y 9 zona de La Gamba y parcela 10 en Barrio Ureña).



Figura 2. Hojas de *C. palmata* (izquierda) y *C. rotundifolia* (derecha) en la zona de la Lechería en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica.

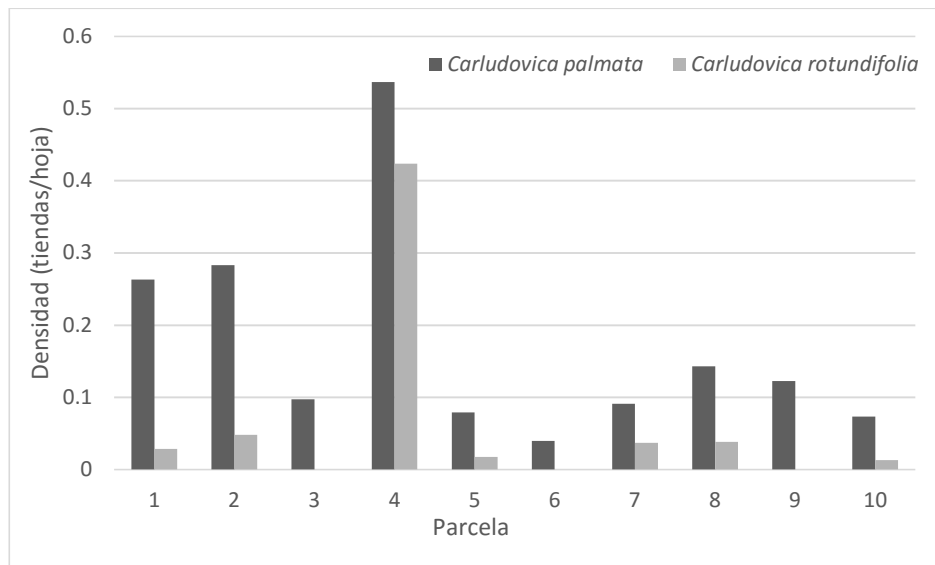


Figura 3. Densidad de tiendas de *C. palmata* y *C. rotundifolia* en las 10 parcelas muestreadas en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito, enero-febrero 2015.

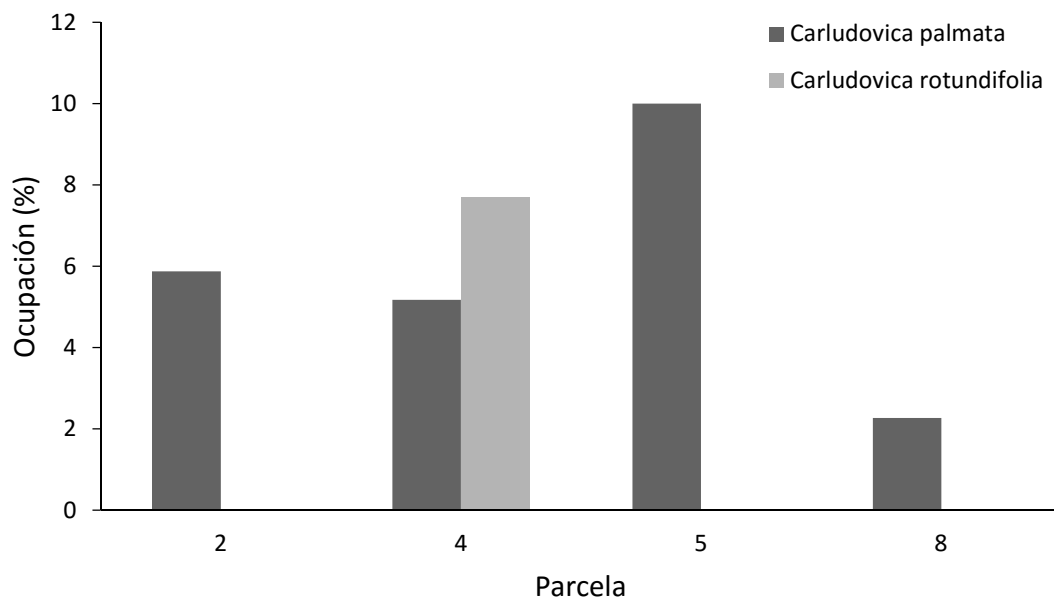


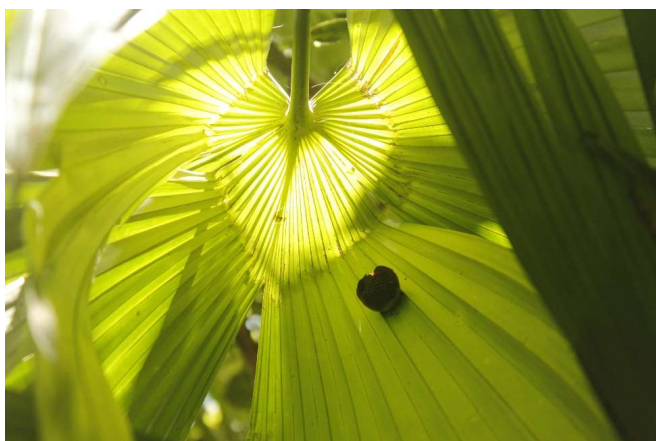
Figura4. Porcentaje de ocupación de tiendas en *Carludovica palmata* y *C. rotundifolia* en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito, enero-febrero 2015.



5.1 Tienda tipo sombrilla con corte geométrico tipo semicircular.



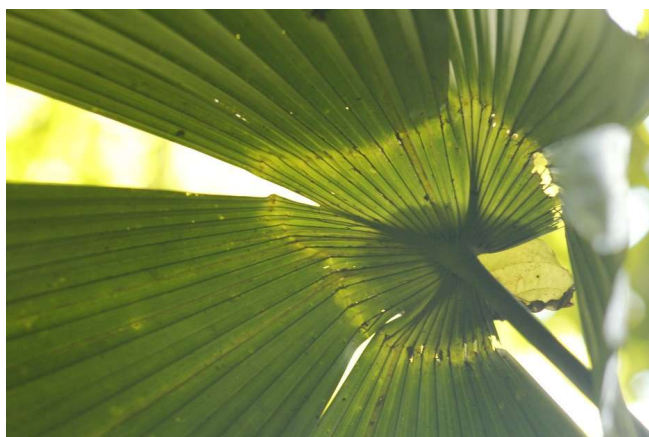
5.2 Tienda tipo sombrilla con corte tipo combinada.



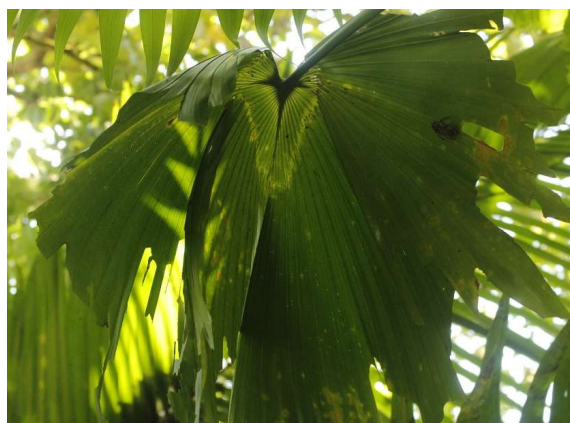
5.3 Tienda tipo sombrilla con corte tipo corazón



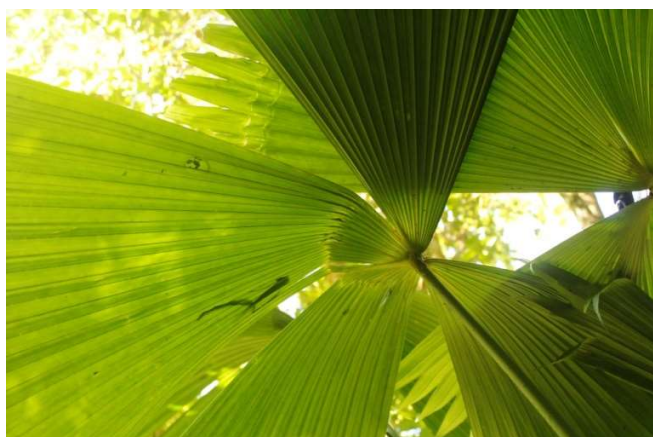
5.4 Tienda tipo sombrilla con corte tipo diagonal



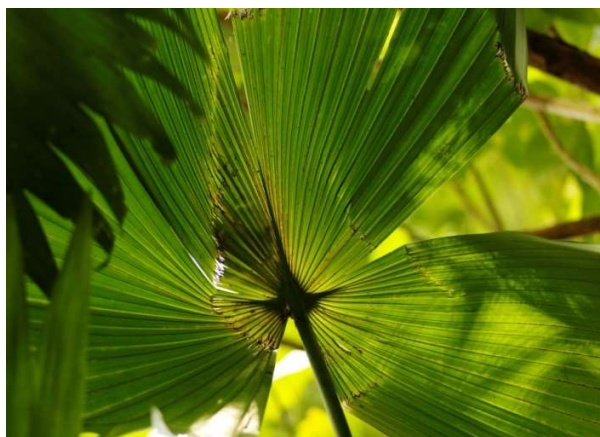
5.5 Tienda tipo sombrilla con corte geométrico de Diamante



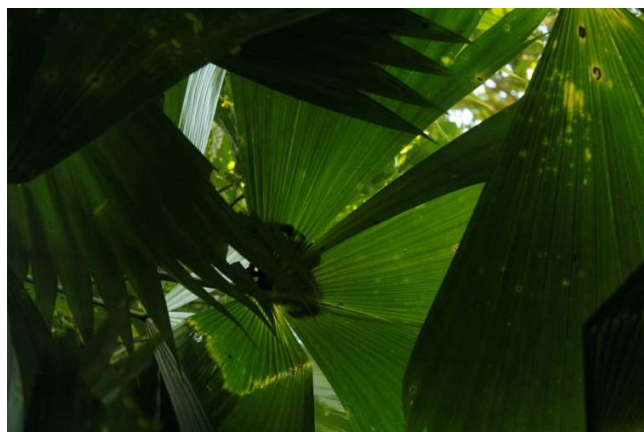
5.6 Tienda tipo sombrilla con corte geométrico tipo espátula.



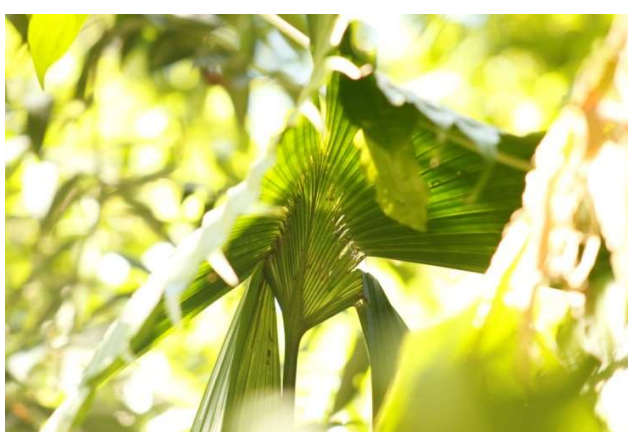
5.7 Tienda tipo sombrilla con corte tipo no determinado



5.8 Tienda tipo sombrilla con corte tipo rara.



5.9 Tienda tipo sombrilla con corte geométrico de tipo rombo.



5.10 Tienda tipo sombrilla con corte geométrico de tipo triangular.

Figura 5. Formas geométricas de tiendas encontradas en las plantas del Género *Carludovica* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. Enero-febrero 2015.

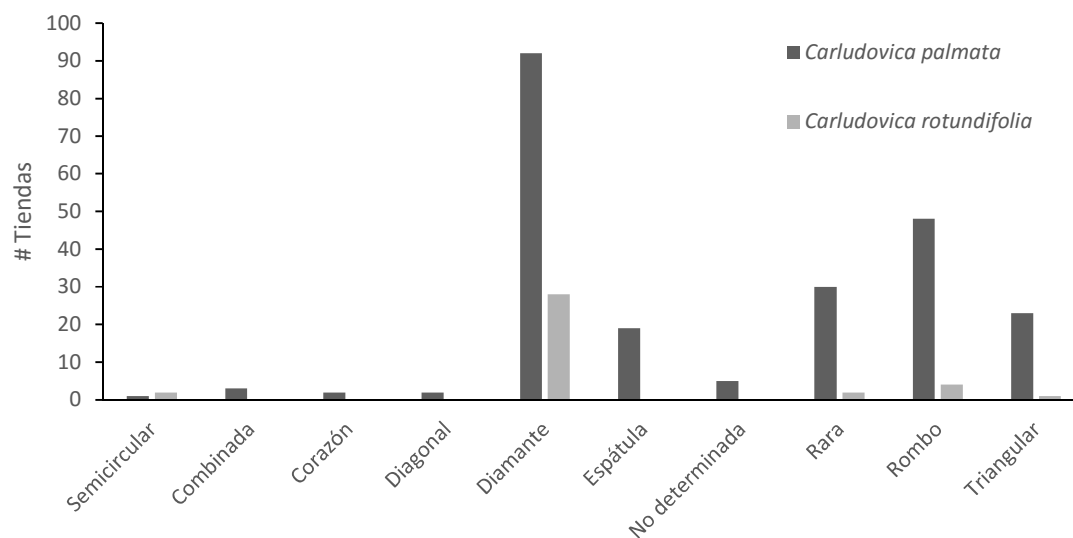


Figura 6. Cantidad de tiendas de *Carludovica palmata* y *C. rotundifolia* que presentaban las diferentes formas geométricas encontradas en las parcelas establecidos en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, enero-febrero 2015.

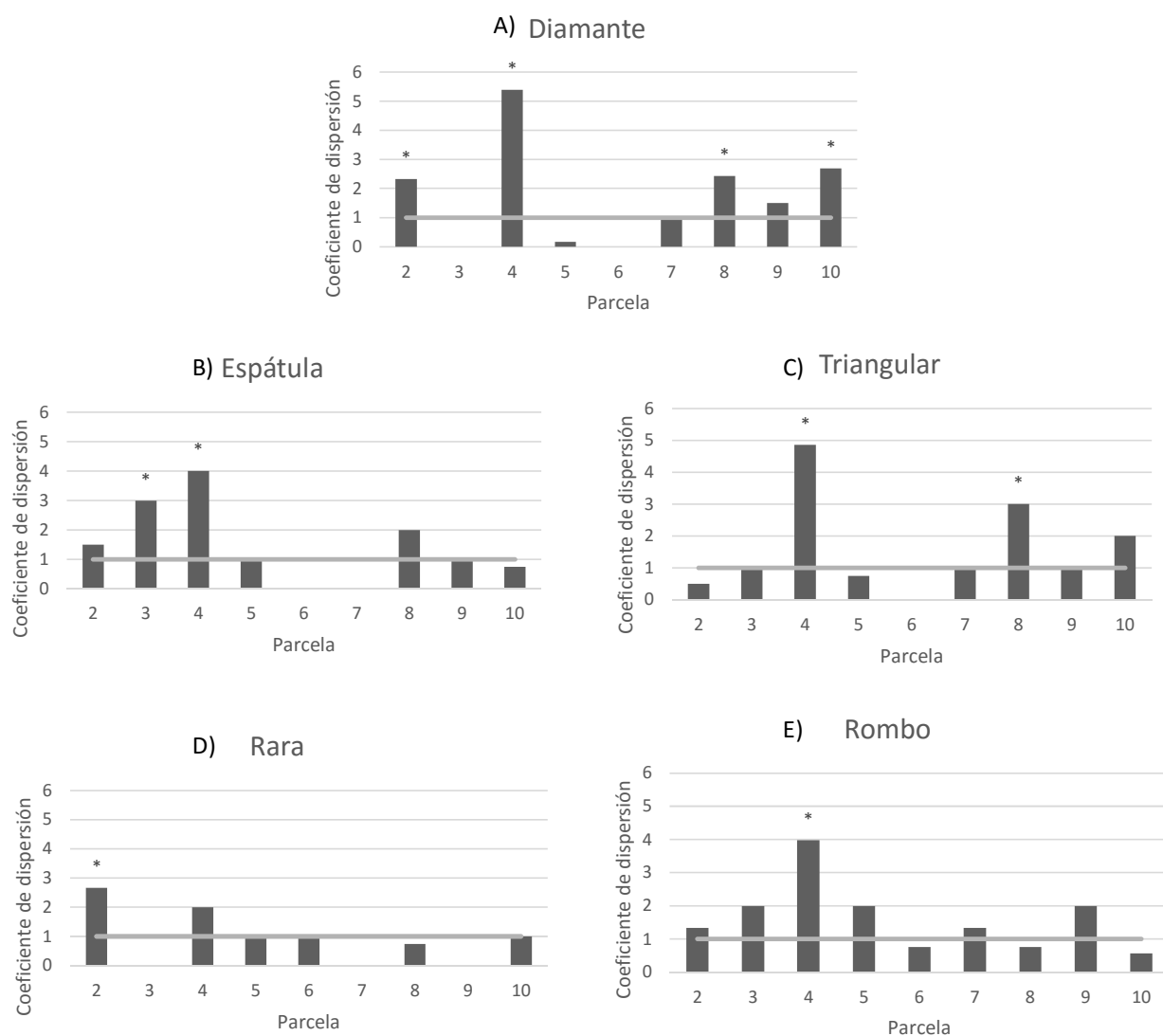


Figura 7. Coeficiente de dispersión en las cinco formas más comunes de las tiendas tipo sombrilla de *Carludovica palmata* en las 10 parcelas establecidas en el RNVSG ($CD < 1$ = uniforme, $CD = 1$ aleatorio y $CD > 1$ = agrupado), enero-febrero 2015.

Efecto de la marea en la riqueza y actividad de murciélagos insectívoros en bosque de mangle y bosque ripario en Golfito, Costa Rica

Luis Girón¹

¹Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; luis.egiga@gmail.com

Resumen: Se comparó la riqueza de especies y actividad acústica de los murciélagos insectívoros entre bosque de manglar y bosque ripario en un gradiente de marea en Golfito, Costa Rica. Se muestrearon cinco sitios por tipo de bosque por una noche cada uno, entre las 17:30-05:15 h. Se obtuvieron 1470 pases acústicos (923 en manglar y 547 en ripario) de 23 especies de murciélagos insectívoros (21 en manglar y 15 en ripario), de las cuales 13 son nuevos registros en bosque de mangle en el Neotrópico. Aunque no se encontraron diferencias significativas en la actividad de las especies, la composición de las especies varía entre tipo de bosque, por lo cual sería interesante evaluar presas disponibles en cada bosque. Según lo observado en el estudio los manglares son sitios de mucha actividad de varias especies de murciélagos insectívoros. Se reportan los primeros datos de la variación de la actividad y riqueza de murciélagos en un gradiente de marea, dando un aporte al conocimiento de la comunidad de murciélagos en bosques de mangle y ripario. Según este estudio, los manglares son sitios de mucha actividad de varias especies de murciélagos insectívoros y sería importante seguir investigando sobre la relación de los murciélagos insectívoros y los manglares.

Palabras clave: Chiroptera, ecolocalización, gradiente de marea, pases acústicos.

Los murciélagos son capaces de explotar casi cualquier ambiente de la tierra, principalmente gracias a su capacidad de volar y al desarrollo de un efectivo sistema de ecolocalización que les permite encontrar alimento y orientarse, principalmente a las especies insectívoras (Kalko & Schnitzler 1998). En el mundo se registran un total de 129 especies de mamíferos de 14 ordenes diferentes que están asociados al bosque de mangle (Fernandes 2000; Andrade *et al.* 2008). El orden Chiroptera, se conoce que está representado por al menos 49 especies que utilizan el bosque de mangle alrededor del mundo (McKenzie & Rolfe 1986; Fernandes 2000; Andrade *et al.* 2008). Costa Rica provee hábitat para 114 especies de murciélagos (Rodríguez-Herrera *et al.* 2014), pero se desconoce cuántas y cuales especies pueden estar presentes en bosques de mangle.

Es conocido el papel importante que juegan las áreas ribereñas para murciélagos (Threlfall *et al.*, 2012; Hagen & Sabo, 2011; Mondajem & Reside, 2008; Johnson *et al.* 2008; Lloyd *et al.*, 2006; Grindal *et al.*, 1999), pero hay pocos datos publicados sobre la asociación de los murciélagos y los bosque de mangle en el Neotrópico (Andrade *et al.* 2008). El bosque de mangle es un ecosistema muy dinámico que cambia constantemente durante el transcurso del día debido a las mareas, lo que podría llevar a las especies murciélagos insectívoras a variar sus patrones de actividad dependiendo del estado de ésta (alta o baja).

Así mismo, desde el punto de vista de la disponibilidad de presas, los murciélagos insectívoros pudieran beneficiarse de los manglares, ya que los insectos son relativamente abundantes en ellos (Hogarth, 1999). En un estudio sobre la herbivoría por insectos en el bosque de mangle en Belice, no hay patrones claros sobre el impacto de los insectos en el bosque de mangle en un gradiente de marea (Feller, 2002). Esto podría indicar que la disponibilidad de presas para los murciélagos es constante en el gradiente de marea.

Sin embargo, no hay estudios sobre la actividad de los murciélagos insectívoros en el transcurso de la marea durante la noche en un bosque de mangle, ni en los bosques riparios cercanos que desembocan en el manglar. Es por eso que el objetivo de este estudio fue comparar la riqueza de especies y actividad acústica de los murciélagos insectívoros entre bosque de manglar y bosque ripario en un gradiente de marea en Golfito, Costa Rica.

Materiales y Métodos

Área de estudio: El estudio se llevó a cabo en el Refugio de Vida Silvestre Golfito ubicado en el Área de Conservación Osa, localizado en el sector noroccidental del Golfo Dulce al suroeste de Costa Rica (Figura 1). 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). El muestreo se realizó en bosque de mangle y bosque ripario al sur del Refugio de Vida Silvestre Golfito.

Diseño del estudio: El estudio tiene dos factores de diseño, el primero fue una comparación de la actividad acústica y riqueza de especie de murciélagos insectívoros entre bosque de mangle (Manglar) y bosque ripario (Ripario). La variable respuesta fue un sitio en cada tipo de bosque en donde se identificaron especies de murciélagos insectívoros para determinar la riqueza y se contabilizaron pases acústicos de cada especie.

El segundo factor de diseño fue la comparación de la riqueza de especies de murciélagos insectívoros y actividad acústica en un gradiente de marea en los dos bosques por separado. El gradiente de marea se estableció arbitrariamente en valores de 1 a 12, donde el valor de 1 indica la marea más baja y el 12 la marea alta, y cada unidad del gradiente aumenta (cuando sube la marea) o baja (cuando baja la marea) cada media hora en el tiempo del muestreo. Las variables respuesta fueron los valores del gradiente de marea en donde se contabilizaron y se identificaron especies de murciélago insectívoros para determinar la riqueza y se contabilizaron pases acústicos de cada especie.

Toma de datos: El muestreo se realizó del 20 de enero al 3 de febrero de 2015 en cinco sitios de bosque ripario y cinco sitios de bosque de mangle. Cada sitio se ubicó a al menos 500 m uno del otro y fue muestreado por una noche entre las 17:30 y las 05:15 h. El muestreo en cada tipo de bosque no fue simultáneo, ya que se usó un solo grabador de sonido Song Meter SM2 Wildlife Acoustics y un micrófono SMX-II Weatherproof acoustic para SM2. El grabador se programó para ser activado por sonidos con frecuencias mayores a 12 KHz, creando archivos de sonido tipo WAV de 10 segundos de duración. El grabador se encendía automáticamente cada media hora por períodos de 15 min desde la hora de inicio hasta la hora final del muestreo.

Análisis de datos: Las grabaciones se analizaron con el software Kaleidoscope 2.2 de Wildlife Acoustic. Todas las grabaciones se identificaron manualmente hasta especie por comparación de estructura y parámetros de frecuencia con llamadas de búsqueda presentes en la literatura (O'Farrell & Miller 1999; Rydell *et al.*, 2002; Jung & Kalko 2011). Siguiendo a Jung & Kalko (2011) las llamadas del género *Eumops* (14-21 kHz) se agruparon como *Eumops sp.*, debido a la dificultad de distinguir entre especies. Igualmente, se trataron las especies *Nyctinomops laticaudatus* y *Tadarida brasiliensis* como un complejo (*Nyctinomops /Tadarida*), debido a la posible presencia de ambas y a la dificultad de distinguirlas entre sí.

Para cuantificar la actividad, se contabilizó el número de pases (mínimo cuatro elementos consecutivos de ecolocalización) por especie para cada tipo de bosque. Para evaluar la actividad y riqueza de los murciélagos en los tipos de bosque, se utilizó la prueba de t y un Chi-cuadrado respectivamente. Adicionalmente se hicieron curvas de acumulación de especies para cada bosque y en total y curvas de rango actividad para comparar la actividad de las especies en cada sitio de muestreo. En las curvas de rango actividad entre más elevada la riqueza y/o la equidad en la actividad de las especies, más se aproxima la curva de rango actividad a una pendiente plana ($m = 0$) y entre menos riqueza y/o equidad en la actividad de especies, más empinada se vuelve la pendiente ($m < 0$). Para comparar la riqueza de especies y la actividad acústica de los murciélagos en el gradiente de marea en cada bosque se hicieron regresiones lineales.

Resultados

Se obtuvieron 1118 grabaciones con 1470 pases acústicos (923 en manglar y 547 en ripario) de 23 especies de murciélagos insectívoros (21 en manglar y 15 en ripario), de las cuales no se lograron confirmar tres, *Myotis* sp., *Eumops* sp., y el complejo *Nyctinomops/Tadarida* (Cuadro 1). Se registraron especies de cinco familias de murciélagos: Emballonuridae (cinco especies), Mormoopidae (dos), Noctilionidea (una), Molossidae (cinco) y Vespertilionidae (10) (Cuadro 1). Las especies que presentaron mayor actividad fueron *Rogeessa bickhami* (494 pases), *Rhynchinycteris naso* (225), *Centronycteris centralis* (208) y *Myotis nigricans* (127) (Cuadro 1). Las especies con mayor número de pases en manglar fueron *R. bickhami* (402), *R. naso* (115), *C. centralis* (76), *Molossus molossus* (64) y *Molossus rufus* (59), y en ripario *C. centralis* (132), *R. naso* (110), *R. bickhami* (92), *M. nigricans* (81) y *Saccopteryx bilineata* (61) (Cuadro 1).

Las curvas de acumulación de especies sugieren que aún faltan especies de murciélagos insectívoros que no han sido detectados en los dos tipos de bosque (Figura 2). En cuanto a las curvas de rango de actividad, muestran que por lo general en los sitios de manglar se detectó más actividad y una mayor riqueza de especies en cada punto en comparación con los sitios en ripario, sin embargo en ningún sitio en ambos tipos de bosque la pendiente de la curva llega o se acerca a la asíntota, pero por lo general en ripario las curvas son más empinadas (Figura 3).

Así mismo se observa que *R. bickhami* presentó mucha actividad en cuatro sitios en manglar y solo en uno de ripario, *C. centralis* se registró en tres sitios en manglar y cuatro en ripario, y *R. naso* en cuatro sitios en cada tipo de bosque (Figura 3 a y b). Las especies *Noctilio leporinus*, *Molossus sinaloae*, *Nyctinomops/Tadarida*, *Eumops* sp., *Eptesicus brasiliensis*, *Eptesicus furinalis*, *Lasiurus ega* y *Lasiurus intermedius*, solo se registraron en manglar; en cambio *Pteronotus gymnotus* y *Pteronotus mesoamericanus* solo en ripario (Figura 3 a y b).

Con respecto a los tipos de bosque, no hubo diferencia significativa en la actividad de murciélagos insectívoros ($t=1.53$, $gl=8$, $p=0.164$; Figura 4a), ni en la riqueza de especies ($\chi^2=1.21$, $gl=4$, $p=0.875$; Figura 4b). En cuanto al gradiente de marea, en el bosque de mangle no se encontró diferencia significativa en la actividad ($F=1.265$, $gl=59$, $p=0.265$; Figura 5a) ni en la riqueza de especies ($F=0.489$, $gl=59$, $p=0.487$; Figura 5c). En cambio en el bosque ripario si se encontraron diferencias en el gradiente de marea en cuanto a la actividad ($F=13.804$, $gl=59$, $p=0.005$; Figura 5b) y la riqueza ($F=7.395$, $gl=59$, $p=0.008$; Figura 5d).

Discusión

En el estudio, a pesar del corto tiempo, se registró una considerable riqueza de especies (23 especies) de murciélagos insectívoros y la mayoría de especies se podrían considerar como nuevos registros para los bosques de mangle en el Neotrópico (13 especies) si se compara con otros estudios de murciélagos en este tipo de bosque (Bordigón 2006; Andrade *et al.* 2008; Salas 2010). El principal motivo de registrar especies nuevas para manglar, podría ser que en estudios anteriores solo se utilizan redes de neblina para identificar las especies de murciélagos en este tipo de bosque, por lo cual la minoría de especies que son insectívoras evita las redes (O'Farrell & Miller, 1999).

La riqueza de especies en este estudio fue similar en los tipos de bosque, lo cual difiere con el estudio de Gonsalves *et al.* (2013), donde si encontraron diferencia entre la actividad y riqueza en bosque salado y los bosque aledaños. Sin embargo, nuestros resultados fueron similares a los de Andrade *et al.* (2008), donde no hubo diferencia significativa en la riqueza entre manglar y tierra firme. La similitud en la actividad en los bosques estudiados puede deberse a que la abundancia y disponibilidad de presas para los murciélagos insectívoros no es tan diferente entre cada bosque.

En general, los murciélagos usan los ríos para forrajear, beber, migrar y para encontrar sitios para refugio (Lloyd *et al.*, 2006) y en general es muy conocido el papel importante que juegan las áreas ribereñas para murciélagos (Threlfall *et al.*, 2012; Hagen & Sabo, 2011; Mondajem & Reside, 2008; Johnson *et al.* 2008; Lloyd *et al.*, 2006; Grindal *et al.*, 1999). Aun así, el conocimiento sobre el papel de

los bosques riparios en la actividad y riqueza de murciélagos aún es poco estudiado, y menos estudiado es el manglar, que pudiera ser un hábitat importante para proveer de presas para los murciélagos insectívoros.

La actividad de los murciélagos de insectívoros en los trópicos está relacionada a la abundancia y disponibilidad de presas (Gonsalves *et al.*, 2013), lo que podría hacer que las especies cambien los patrones de actividad y de dieta en diferentes períodos del año. Un ejemplo es el cambio en la dieta de la especie *Noctilio leporinus* (murciélago pescador) que en un estudio de un año en manglar, el consumo de peces, crustáceos e insectos varió mensualmente (Bordigón, 2006). Así mismo, los insectos son relativamente abundantes en el manglar, principalmente en la época lluviosa (Hogarth, 1999), posiblemente la alta actividad de murciélagos insectívoros en el manglar en este estudio se deba al aprovechamiento de insectos y otros artrópodos en este bosque.

Este estudio aporta los primeros datos de la variación de la actividad y riqueza de murciélagos en un gradiente de marea. Aunque no se observaron diferencias significativas a lo largo del gradiente, podría haber otros factores que estén involucrados en la actividad registrada en un punto del gradiente, por ejemplo la hora en la que se dio ese punto de la marea durante la toma de datos, o la fase lunar al realizar el muestreo.

En base a este estudio se plantean nuevas preguntas de investigación: ¿Cómo variarían la riqueza y la actividad de murciélagos insectívoros en el manglar de Golfito a lo largo del año?, ¿Cómo variarían la riqueza y la actividad de murciélagos insectívoros en otros manglares en Costa Rica? y ¿Cómo variarían la riqueza y la actividad de murciélagos insectívoros en manglares del Pacífico en comparación con los del Caribe de Costa Rica?

Finalmente este estudio aporta datos valiosos para el conocimiento de la comunidad de murciélagos que aprovechan los bosques de mangle y ripario. Aunque no se encontraron diferencias significativas en la actividad de las especies, la composición de las especies varía entre tipo de bosque, por lo cual sería interesante evaluar presas disponibles en cada bosque. Según lo observado en este estudio, los manglares proporcionan recursos alimenticios y son sitios de mucha actividad de varias especies de murciélagos insectívoros.

Agradecimientos

Se agradece a todos los compañeros del curso de Biología de campo por el apoyo brindado en la toma de datos del estudio, a Federico Bolaños, Mauricio Fernández, Álvaro Picado y Melissa Rodríguez por su asistencia en la toma de datos en campo. A Bernal Rodríguez Herrera por el préstamo del equipo y colaboración para mejorar el presente estudio.

Bibliografía

- Andrade, F. A. G., Fernandes, M. E. B., Marques-Aguiar, S. A. & Lima, G. B. (2008). Comparison between the chiropteran fauna from terra firme and mangrove forests on the Bragança peninsula in Pará, Brazil', *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 43:3, 169 — 176.
- Bordigón, M. (2006). Diet of the fishing bat *Noctilio leporinus* (Linnaeus) (Mammalia, Chiroptera) in a mangrove área of southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoología*, 23:1, 256-260.
- Feller, I. C. (2002). The role of herbivory by wood-boring insects in mangrove ecosystems in Belize. *Oikos* 97: 167–176.
- Fernandes, M. E. B. (2000). Association of mammals with mangrove forests: a worldwide review. *Boletim do Laboratório de Hidrobiologia*, 13, 83–108.

- Gonsalves, J. L., Law, B., Webb C. & Monamy, V. (2013). Foraging Ranges of Insectivorous Bats Shift Relative to Changes in Mosquito Abundance. *PLoS ONE*, 8:5, e64081. doi:10.1371/journal.pone.0064081
- Grindal, S. D., Morissette, J. L. & Brigham, R. M. (1999). Concentration of bat activity in riparian habitats over an elevational gradient. *Canadian Journal of Zoology*, 77, 972-977.
- Hagen, E. M. & Sabo, J. L. (2011). A landscape perspective on bat foraging ecology along rivers: does channel confinement and insect availability influence the response of bats to aquatic resources in riverine landscapes. *Oecologia* 166: 751-760.
- Herrera, W. (1985). *Clima de Costa Rica* (Vol. 2). Ed. Universidad Estatal a Distancia.
- Hogarth, P. J. (1999). The biology of mangroves. New York: Oxford University Press. 228 p.
- Johnson, J. B., Gates, E. & Ford, W.M. (2008): Distribution and activity of bats at local and landscape scales within a rural-urban gradient. *Urban Ecosystems*, 11, 227-242.
- Jung, K. & Kalko, E. (2011). Adaptability and vulnerability of high flying Neotropical aerial insectivorous bats to urbanization. *Diversity Distribution* 17:262–274.
- Kalko, E. K. V. & Schnitzler, H. U. (1998). How echolocating bats approach and acquire food. En: *Bat biology and conservation*. Kunz, T.H. & Racey, P. A. (Ed.). Washington, DC: Smithsonian Institution Press. pp. 197-204.
- Lloyd, A., Law, B. and R. Goldingay. (2006). Bat activity on riparian zones and upper slopes in Australian timber production forests and the effectiveness of riparian buffers. *Biological Conservation* 129: 207-220.
- McKenzie, N. L. & Rolfe, J. K. (1986). Structure of bat guilds in the Kimberley mangroves, Australia. *Journal of Animal Ecology*, 55, 401–420.
- O’Farrell, M. & Miller, B. (1999). Use of vocal signatures for the inventory of free flying Neotropical bats. *Biotropica*, 31, 507-516.
- Rodríguez-Herrera, B., Ramírez-Fernández, J. D., Villalobos-Chaves, D., & Sánchez, R. (2014). Actualización de la lista de especies de mamíferos vivientes de Costa Rica. *Mastozoología neotropical*, 21(2), 275-289.
- Rydel, H., Arita, M., Santos, M., & Granados, J. (2002). Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *Journal of Zoology*, 257, 27-36.
- Salas, J. (2010). *Diversidad y Ecología de los quirópteros (Chiroptera), como Indicadores del Estado de Conservación de la Reserva de Producción de Fauna “Manglares El Salado”* (Tesis de Maestría). Guayaquil, Ecuador: Universidad de Guayaquil.
- Threlfall, C. G., Law, B. & Banks, P. B. (2012). Influence of landscape structure and human modifications on insect biomass and bat foraging activity in an urban landscape. *PLoS ONE*, 7:6, 1-10.

CUADRO 1

Actividad acústica de las especies de murciélagos insectívoros registrados en bosque de mangle y bosque ripario en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Enero – febrero de 2015.

Familia	Especie	Actividad acústica (Pases) según bosque		Total
		Manglar	Ripario	
Emballonuridae	<i>Centronycteris centralis</i> *	76	132	208
	<i>Cormura brevirostris</i> *	3	1	4
	<i>Rhynchonycteris naso</i>	115	110	225
	<i>Saccopteryx bilineata</i>	18	61	79
	<i>Saccopteryx leptura</i> *	1	1	2
Mormoopidae	<i>Pteronotus gymnonotus</i>		2	2
	<i>Pteronotus mesoamericanus</i>		8	8
Noctilionidae	<i>Noctilio leporinus</i>	54		54
Molossidae	<i>Molossus molossus</i>	64	3	67
	<i>Molossus rufus</i>	59	3	62
	<i>Molossus sinaloae</i> *	39		39
	<i>Nyctinomops / Tadarida</i> *	2		2
	<i>Eumops</i> sp.*	10		10
Vespertilionidae	<i>Eptesicus brasiliensis</i> *	1		1
	<i>Eptesicus furinalis</i> *	3		3
	<i>Eptesicus fuscus</i> *	1	1	2
	<i>Lasiurus blossevillii</i> *	6	3	9
	<i>Lasiurus ega</i> *	3		3
	<i>Lasiurus intermedius</i> *	8		8
	<i>Myotis keaysi</i> *	2	37	39
	<i>Myotis nigricans</i>	46	81	127
	<i>Myotis</i> sp.	10	12	22
	<i>Rhogeessa bickhami</i>	402	92	494
Total	23 (13*)	923	547	1470

*= Nuevos registros para bosques de mangle en el Neotrópico.

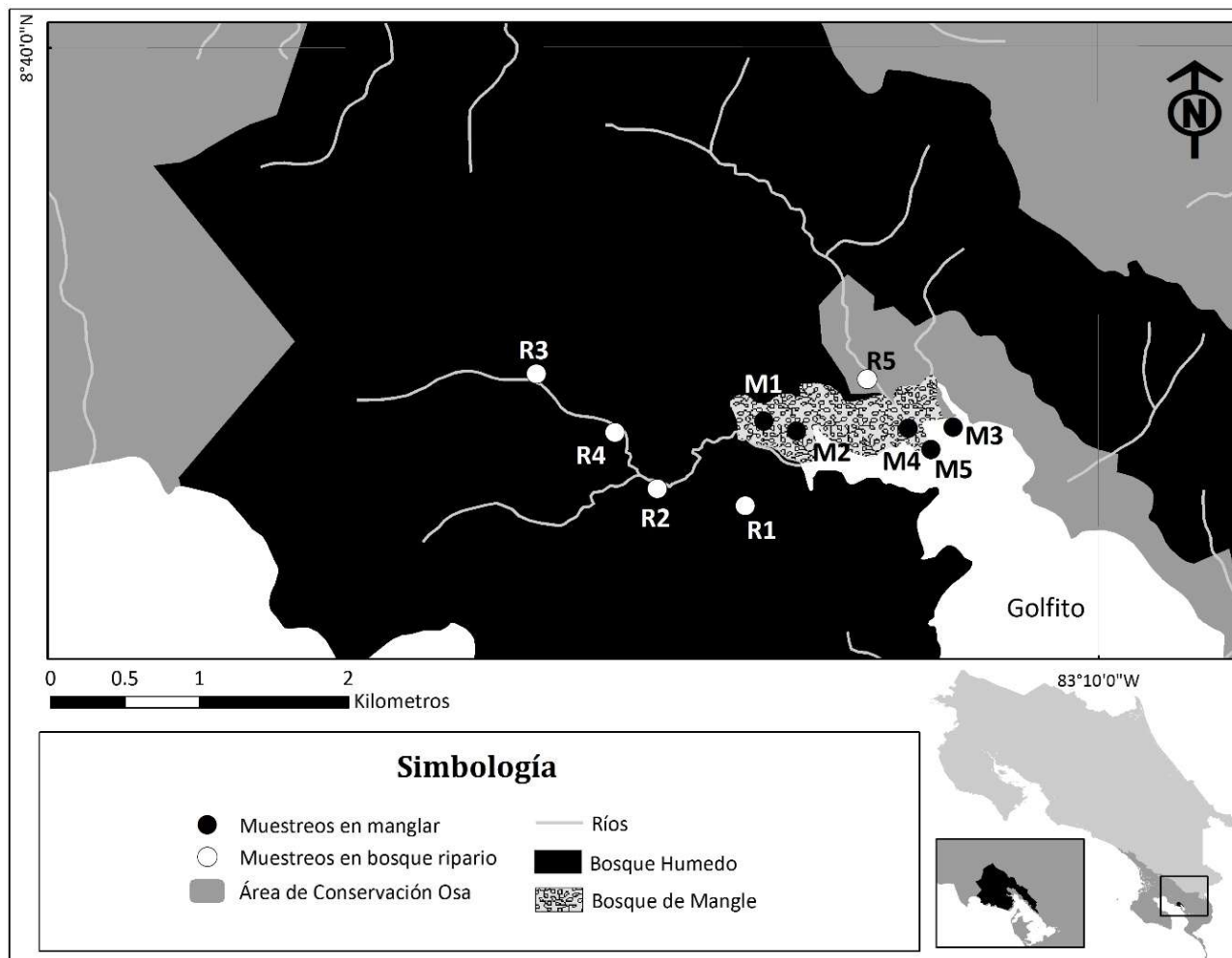
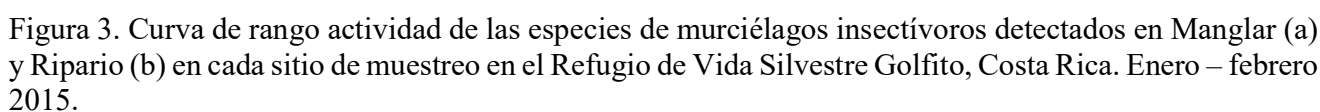
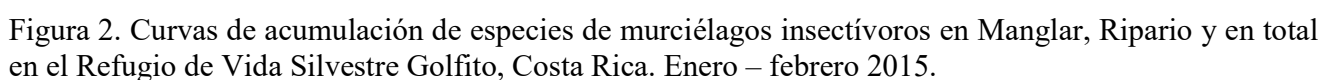


Figura 1. Mapa de ubicación del sitio de estudio en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Área de Conservación Osa, Costa Rica. Enero – febrero 2015. Los círculos negros con la letra M representan cada punto de muestreo en Manglar y los círculos blancos con la letra R representan cada punto de muestreo en Ripario.



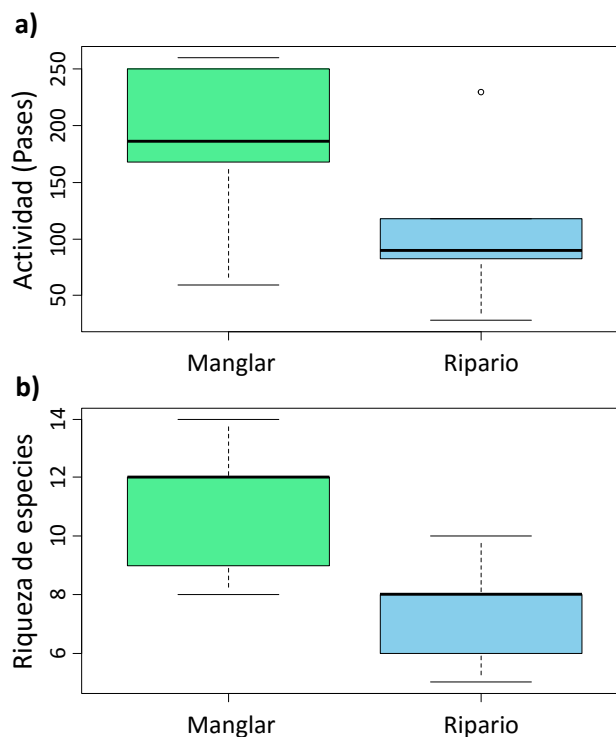


Figura 4. Gráficos de cajas de la actividad acústica (a) y riqueza (b) de murciélagos insectívoros en bosque de mangle y ripario en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Enero – febrero 2015.

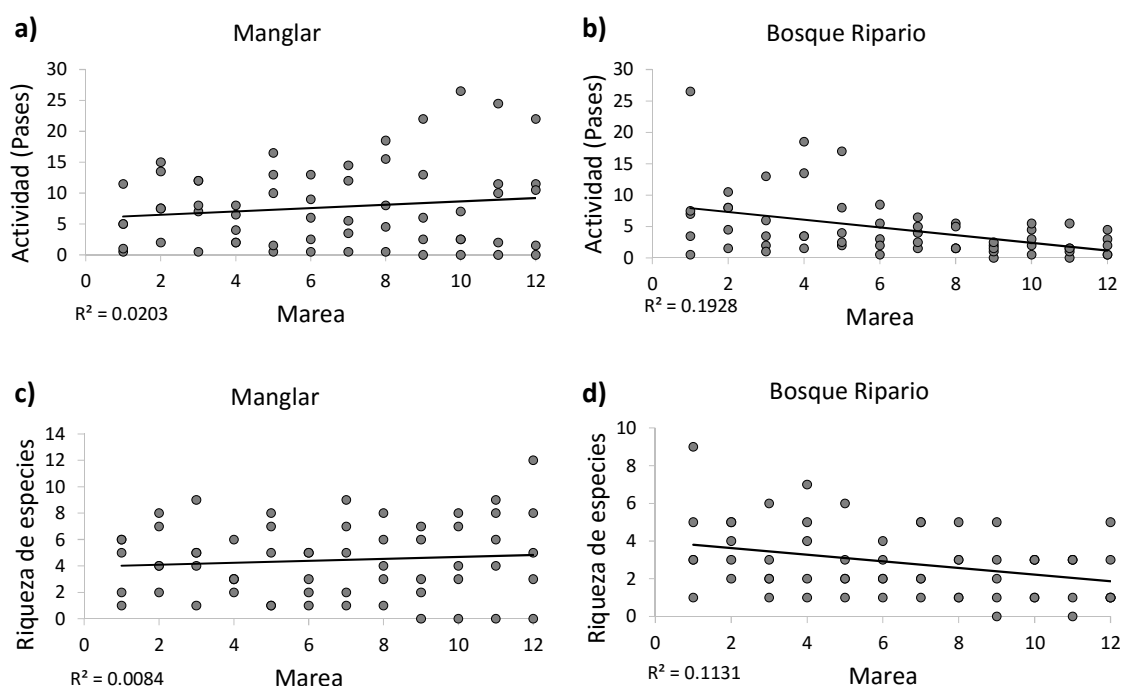


Figura 5. Gráficos de regresión lineal para la actividad acústica y riqueza de especies en el gradiente de marea en bosque de mangle (a y c) y ripario (b y d), en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Enero – febrero 2015.

CANCIONERO



Pa' La Gamba en cleta

Letra y música: Grupo de Canto Místico Mustafá

Ritmo de reggaetón.

La-Do-Sol-Fa x2

La Do

Atrevetete saca la cleta

Sol Fa

móntate ya, ciérrate la jareta

La Do

vamos pa' La Gamba, no va a ser
chamba

Sol Fa

subir la cuesta en cleta no es una
pachanga.

La Do

Aquí en Golfito con el calor y los
mosquitos

Sol Fa

jale a la pista por una birra yo lo
invito

La Do Sol Fa

y a comer frito con Federico.

La Do

Atrevetete saca la cleta

Sol Fa

móntate ya, lleva también la galleta

La Do

vamos pa'lante, póngale aguante

Sol Fa

poniendo sabor con el parlante

La Do

Pero antes le doy un consejo

Sol Fa

sóquele el tornillo al asiento

La Do

escúcheme y hasta aquí lo dejo

Sol Fa

porque si se afloja, va a ser un
tormento

¿Nene Nene que vas a hacer?

Letra y música: Grupo de Canto Místico Mustafá

Ritmo de balada rock.

Mi	Si	Mi	Si		
Voy pensando rapidito		Nene Nene que vas a hacer			
Mi	Si	Do	Re	Mi	
en un proyecto para trabajar		o con cangrejos herbívoros			
	La	Mi		Si	
cuando llegue a Golfito		Quizás con <i>Azteca</i> en <i>Cecropia</i>			
La	Si	Mi		Si	
Pero no sé que hacer		aunque me gusta el basurero que			
La	Si			La	
y no tengo tiempo que perder		hacen las hormigas zompopas			
La	Mi	Si		La	Si
pero nadie deja de joder oh oh!		Con <i>Dicraspidea</i> pensé			
Mi	Si	La		Si	
Nene Nene que vas a hacer		y con peces también intenté			
	La	La	Mi	Si	
pa'biolo e'campo		pero Tichoptera encontré oh oh!			
Mi	Si	Mi		Si	
Nene Nene que vas a hacer		Nene Nene que vas a hacer			
	La			La	
pa'biolo e'campo		pa'biolo e'campo			
Mi	Si	Mi		Si	
Quiero <i>Acrostichum</i> en el manglar		Nene Nene que vas a hacer			
La	Si			La	
y orquídeas analizar		pa'biolo e'campo			

En mi cacharrito por Golfito

Letra y música: Grupo de Canto Místico Mustafá

Ritmo de "Mi Cacharrito".

Sol - Fa - Sol - Fa

(toda la canción va así)

Es de madrugada no he tomado ni
café

y ya los estudiantes empezaron a
joder

todos me pedían que los llevara a su
lugar a trabajar bi-bip

desde La Lechería a La Gamba yubi
dubi yubi dubi du.

Nos vamos camuflados con 3 en el
cajón

pero si el tráfico me agarra yo me
meto en un broncón

por eso yo les pido en La Pista que se
echen un carrerón bi-bip

toda la mañana viajando yubi dubi
yubi dubi du.

Cuando llega la noche pienso que ya
terminó

pero otros estudiantes bretean
murcielagueando

me tengo que tragar la cena para salir
corriendo bi-bip

este trabajo es muy matador yubi dubi
yubi dubi du.

Pero yo no me quejo y sigo
manejando

por todo Golfito ando paseando

buscando *Viro*las en mi chacharro me
voy volando bi-bip

todos llegan tarde menos yo yubi dubi
yubi dubi du

Confesiones de Nacho

Letra y música: Grupo de Canto Místico Mustafá

Ritmo de balada rock.

Re.....Sol.....Re
Me echó de su bache gritándome
Do.....La 7.....Re
no tiene proyecto
Re.....Sol.....Re
tuve que enfrentarme a que los
charcos
Do.....La 7.....Re
se secan con el sol
Sol.....Re.....
...
y si bien con tercios ya había
empezado
Do.....La 7.....Re
con renacuajos tengo que bretear
Sol.....Re.....
...

yo los quiero ver en los charquillos
Do.....La 7.....Re
él me dice que se secarán
Re.....Sol.....Re
no sé si ir al río o si cambiar
Do.....La 7.....Re
y con cucas empezar
Re.....Sol.....Re
hace 20 días estoy aquí
Do.....La 7.....Re
y brete aún no lo elegí
Re.....Sol.....Re
mañana voy al campo a muestrear
Do.....La 7....G/D - G/C - G/B - Re
espero llueva bien

Spider-Bea

Letra y música: Grupo de Canto Místico Mustafá

Ritmo de cumbia

Coro:

la m

Spider-Bea, Spider-Bea

Spider-Bea, Spider-Bea

re m

Spider-Bea, Spider-Bea

la m

Spider-Bea, Spider-Bea

Mi 7

la m

Spider, Spider Spider-Bea.

(los acordes son los mismos)

Spider-Bea, Spider-Bea

por los ríos la verás

muestreando a velocidad

y cazando chicharras

verás, a una Spider-Bea

Spider-Bea, Spider-Bea

una araña la atacó

trabajando con *Dicraspidea*

fue entonces cuando se transformó

¿En qué? En una Spider-Bea.

Spider-Bea, Spider-Bea

en la montaña y en el mar

en los ríos y el manglar

ella siempre llegará

¡Y verás! A una Spider-Bea.

Coro

Spider Spider Spider Spider-Bea

Spider Spider Spider Spider-Bea

Spider Spider Spider Spider-Bea

Spider Spider Spider Spider-Bea

(susurrado)

Spider Spider Spider Spider-Bea

Spider Spider Spider Spider-Bea



Fotografías:
Mauricio Fernández Otárola
Jeffrey A. Sibaja Cordero
Beatriz Naranjo Elizondo