



UNIVERSIDAD DE
COSTA RICA

Universidad de Costa Rica Escuela de Biología

Biología de Campo 2017



Escuela de Biología
UNIVERSIDAD DE COSTA RICA



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

Biología de Campo 2017

Coordinadores:

**Federico Bolaños
Eduardo Chacón
Luis Sandoval**

Enero-Febrero 2017

Indice

| | |
|---|-----|
| Indice | 3 |
| Presentación del curso..... | 5 |
| Lista de Participantes..... | 6 |
| Indice de trabajos por estudiante | 7 |
| Fotografías estudiantes..... | 9 |
| Fotografías profesores | 18 |
| Trabajos Grupales..... | 26 |
| Uso de dos métodos de muestreo para evaluar las comunidades de peces arrecifales en el Golfo Dulce, Costa Rica..... | 27 |
| Hojarasca y complejidad vegetal: Evaluación de factores clásicos propuestos como determinantes de la riqueza y abundancia de herpetofauna presente en cacaotales | 41 |
| El nivel de urgencia de una llamada predice la respuesta de una comunidad de aves neotropical..... | 51 |
| Éxito de forrajeo y su relación con la actividad de expulsión de basura de la hormiga <i>Atta colombica</i> (Hymenoptera: Formicidae) | 60 |
| Árboles tropicales que comparten hábitat convergen en caracteres funcionales. 70 | |
| Efecto del tamaño y temperatura sobre la velocidad del sprint bípedo en la lagartija <i>Basiliscus basiliscus</i> (L.)..... | 83 |
| Ajuste del área de captura en telas de dos especies de <i>Leucauge</i> (Aranea: Tetragnathidae) | 94 |
| Efecto del colector sobre la evaluación del índice biótico Biological Monitoring Working Party adaptado para Costa Rica (BMWP-CR)..... | 100 |
| Función de la heterantería y hercogamia en la reproducción de <i>Heterotis rotundifolia</i> (Sm.) Jacq. -Fél (Melastomataceae)..... | 109 |
| Distribución espacial de la herpetofauna en dos quebradas del bosque húmedo en Rincón de Osa..... | 119 |
| Distribución térmica y efecto de la actividad física sobre la temperatura superficial en <i>Molossus molossus</i> (Molossidae) y <i>Myotis nigricans</i> (Vespertilionidae), Chiroptera | 128 |
| Llamadas de alarma en aves: Influencia de la estructura y la secuencia del mensaje en la respuesta..... | 138 |
| Descripción de tres manglares del Golfo Dulce, Costa Rica..... | 146 |
| Daño foliar en <i>Heterotis rotundifolia</i> (Sm.) Jacq.-Fél. según la presencia de diferentes estructuras reproductivas | 155 |
| Producción de cuerpos alimenticios en hojas de diferentes especies de <i>Piper</i> L. (Piperaceae) y su relación con insectos asociados..... | 165 |
| Trabajos Individuales | 177 |

| | |
|---|-----|
| Comportamiento de cuidado parental de <i>Amatitlania sajica</i> (Pisces: Cichlidae) en el Pacífico sur de Costa Rica..... | 178 |
| Relación entre el sistema reproductivo de los higueros y sus avispas no polinizadoras | 192 |
| Uso de perchas artificiales para construir nidos: ¿afecta la cercanía a un parche boscoso o a un edificio, la frecuencia de nidos de aves en postes del cableado eléctrico? | 205 |
| Interacción entre ninfas de <i>Anacroneuria</i> (Plecoptera: Perlidae) con otros macroinvertebrados en la hojarasca de ambientes acuáticos | 212 |
| Especificidad y prevalencia de ectoparásitos en murciélagos neotropicales de la Península de Osa | 224 |
| Función y mantenimiento del policromatismo en la rana de hojarasca <i>Craugastor stejnegerianus</i> | 244 |
| Uso del paisaje agrícola por murciélagos insectívoros en Rincón de Osa, Costa Rica | 263 |
| Fauna asociada a los refugios fijos y comportamiento agresivo de larvas de tricópteros de los géneros <i>Leptonema</i> y <i>Smicridea</i> (Hydropsychidae) de Costa Rica | 273 |
| Variación de rasgos funcionales foliares en árboles especialistas y generalistas ecológicos en un bosque tropical lluvioso en Costa Rica | 285 |
| Resiliencia de ríos afectados por extracción artesanal de oro: el rol de los afluentes como recuperadores de la biodiversidad | 300 |
| Efecto del ruido en la riqueza y actividad acústica de una comunidad de aves ribereñas en Rincón de Osa, Puntarenas. | 321 |
| Factores que afectan la distribución de agallas del psílido <i>Trichoermes magna</i> (Hemiptera: Triozidae) en el árbol <i>Pseudolmedia spuria</i> (Moraceae) | 332 |
| Densidad de madrigueras de cangrejos violinistas, una perspectiva de sustrato | 347 |
| Efecto del ángulo de inclinación en las características de la tela de araña en dos especies de <i>Leucauge</i> White 1841 (Tetragnathidae) | 357 |
| Herbivoría e insectos fitófagos asociados a una especie invasora y dos nativas de la familia Fabaceae..... | 369 |

Presentación del curso

Por decimo tercera ocasión se desarrolla el curso de Biología de Campo. Este es un curso de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, cuyo principal objetivo es introducir a los estudiantes de la carrera de Biología al trabajo de campo en los trópicos. La metodología del curso consiste en el desarrollo de proyectos cortos de investigación, en distintos campos de la ecología y abarcando varios grupos taxonómicos. En el curso se pretende que el estudiante ponga en práctica la formulación de preguntas e hipótesis, y que haciendo uso del método científico encuentre una respuesta a las preguntas formuladas. Además, se pretende que el estudiante tenga el reto de desarrollar un diseño experimental simple haciendo uso de herramientas e instrumentos de bajo costo. Finalmente, el estudiante debe de poner en práctica el ordenamiento, procesamiento, análisis e interpretación de la información recopilada en el campo, así como la presentación de esa información tanto de manera oral como escrita. La filosofía del curso es dar énfasis a la importancia de la observación en el campo y el aprendizaje de la historia natural de los organismos, sin dejar de lado el diseño de estudios a largo plazo.

El curso se realizó desde el 9 de enero hasta el 8 de febrero del 2017. En esta ocasión, los estudiantes se hospedaron y usaron, por primera vez, las instalaciones del Laboratorio Interdisciplinario Osa-Golfo Dulce ubicado en Aguabuena de Rincón de Osa, Puntarenas. La gran diversidad de especies y ecosistemas que hay en la región permitió hacer proyectos dirigidos al ambiente terrestre como al dulceacuícola y marino. Durante el curso, se estudiaron los manglares, los ríos, los arrecifes del Golfo Dulce, el bosque y otros sistemas agroforestales y urbanos. Los proyectos de investigación cubrieron una gran gama de organismos, como hierbas, árboles, insectos, cangrejos, peces, anfibios, reptiles, aves, y murciélagos.

Este año en total hubo 15 estudiantes; 13 de grado de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica y 2 del Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica. La mayoría de los profesores invitados brindaron una conferencia sobre aspectos biológicos de su interés. Se contó con cuatro periodos de tres días para realizar los proyectos de grupo, dirigidos por los profesores invitados o los coordinadores. Durante trece días los estudiantes se dedicaron a desarrollar una investigación de manera individual.

En este tipo de cursos son muchas las personas que colaboran, y es por lo que deseamos agradecer a quienes hicieron posible que éste se realizara. Muy especialmente al Dr. Gustavo Gutiérrez y la Escuela de Biología por apoyar y financiar el curso. A los profesores visitantes, sin los que no se podría lograr el resultado que aquí vemos. A todo el personal del Laboratorio Interdisciplinario Osa Golfo-Dulce y de la Fundación Neotrópica. A Juan Diego Araya, encargado del Laboratorio y a la Licda. Georgina Morera Quesada, directora del Recinto de Golfito, quienes facilitaron el uso de las instalaciones del Laboratorio. Al Lic. Marco Hidalgo, Luis Carlos Solís, Jorge Alvarado, Isaac Gutiérrez, quienes laboran en la Fundación Neotrópica, por su ayuda y compañía durante el desarrollo del curso. Al señor Guido Saborío Rodríguez, del SINAC, por su gestión con la tramitación de los permisos de investigación del curso y por la charla brindada a los estudiantes. A Juan José Jiménez Espinoza director de la Reserva Forestal Golfo Dulce por permitirnos desarrollar el curso dentro de la Reserva y también por su charla con los estudiantes. Finalmente queremos dar un agradecimiento muy especial a Mireya Godínez quien se encargó de la cocina durante el curso y nos chineó siempre con la comida.

Lista de Participantes

Estudiantes

Adriana Arce Montero
Yanil Bravo Méndez
Josué Corrales Moya
Andrés Alexander Duarte Conrad
María Fernanda Francis Cartín
Sofía Granados Martinez
Gaudy Francinie Guido Solano
María del Sol Hidalgo Díaz
María José Mata Quirós
María José Monge Salazar
Geovanna Rojas Malavasi
Ximena Obregón Apestegui
Carolina Sheridan Rodríguez
María Alejandra Vargas Gamboa
Jose Miguel Valverde Espinoza

Profesores invitados

Gilbert Barrantes
Daniel Briceño
Alfredo Cascante
Gerardo Chaves
Mario Espinoza
Carolina Esquivel
Eric Fuchs
Paul Hanson
Bernal Rodriguez
Margarita Silva
Monika Springer

Coordinadores

Federico Bolaños
Eduardo Chacón
Luis Sandoval

Asistente

Melisa Rodríguez

Colaboradores

Tatiana Araya, Mireya Godinez, Raul Ortega

Índice de trabajos por estudiante

Trabajos grupales

| | |
|-------------------------------------|-----|
| Adriana Arce-Montero | 27 |
| Yanil Bravo-Méndez | 41 |
| Josué Corrales-Moya | 51 |
| Andrés Duarte-Conrad | 60 |
| Fernanda Francis-Cartín | 70 |
| Sofía Granados-Martínez | 83 |
| Francinie Guido-Solano | 94 |
| María del Sol Hidalgo-Díaz | 100 |
| María José Mata-Quirós | 109 |
| María José Monge-Salazar | 119 |
| Ximena Obregón-Apéstegui | 128 |
| Geovanna Rojas-Malavasi | 138 |
| Carolina Sheridan-Rodríguez | 146 |
| Alejandra Vargas-Gamboa | 155 |
| José Miguel Valverde-Espinoza | 165 |

Trabajos individuales

| | |
|-------------------------------------|-----|
| Adriana Arce-Montero | 178 |
| Yanil Bravo-Méndez | 192 |
| Josué Corrales-Moya | 205 |
| Andrés Duarte-Conrad | 212 |
| Fernanda Francis-Cartín | 224 |
| Sofía Granados-Martínez | 244 |
| Francinie Guido-Solano | 263 |
| María del Sol Hidalgo-Díaz | 273 |
| María José Mata-Quirós | 285 |
| María José Monge-Salazar | 300 |
| Ximena Obregón-Apéstegui | 321 |
| Geovanna Rojas-Malavasi | 332 |
| Carolina Sheridan-Rodríguez | 347 |
| Alejandra Vargas-Gamboa | 357 |
| José Miguel Valverde-Espinoza | 369 |



Grupo de Biología de Campo 2017

Fotografías estudiantes



Adriana Arce Montero



Yanil Bravo Méndez



Josué Corrales Moya



Francinie Guido-Solano



Andrés Alexander Duarte Conrad



María Fernanda Francis Cartín



Sofía Granados Martinez



María del Sol Hidalgo Díaz



María José Mata Quirós



María José Monge Salazar



Geovanna Rojas Malavasi



Ximena Obregón Apestegui



Carolina Sheridan Rodríguez



María Alejandra Vargas Gamboa



Jose Miguel Valverde Espinoza

Amigos



Amigo

Fotografías profesores



Federico Bolaños



Luis Sandoval



Eduardo Chacón



Melisa Rodríguez



Gilbert Barrantes



Daniel Briceño



Alfredo Cascante



Gerardo Chaves



Mario Espinoza



Carolina Esquivel con el grupo



Alfredo Cascante y Eric Fuchs



Paul Hanson



Bernal Rodríguez



Margarita Silva



Monika Springer atrapando insectos



Tatiana Araya



Trabajos Grupales

Uso de dos métodos de muestreo para evaluar las comunidades de peces arrecifales en el Golfo Dulce, Costa Rica

Adriana Arce-Montero

Coordinador: Mario Espinoza

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; adriarce13@gmail.com

La medición de parámetros biológicos de las comunidades arrecifales son esenciales para la aplicación de modelos ecológicos, y los mismos se van a ver influenciados por el método utilizado. Este estudio tiene como objetivo describir las comunidades de peces asociados a tres arrecifes del Golfo Dulce censadas mediante el método de censo visual y cámaras pescadoras, y comparar la efectividad de ambos métodos. Se realizaron tres transectos de 30m por sitio donde se estimó la abundancia y la talla de cada individuo observado por especie. Además, en dichos sitios se grabaron cuatro videos de 45min con BRUVs en los que se determinó la especie y abundancia relativa de cada una. No se encontraron diferencias en la riqueza de los tres arrecifes. Se obtuvo que el mejor método para estimar abundancias es el censo visual, mientras que el de BRUVs es mejor para evaluar la riqueza de especies. La estimación de estos parámetros depende tanto del método como de factores intrínsecos de cada especie, por lo que cada método supone ventajas y desventajas según el objetivo que se plantee.

Palabras clave: BRUVs, censo visual, fauna íctica, arrecife, riqueza

Los arrecifes coralinos se caracterizan por ser ecosistemas altamente diversos, ya que gracias a su complejidad estructural y alta productividad atraen a un sinnúmero de organismos (Wilkinson, 2006). Estudios en estos ecosistemas se han centrado sobre todo en determinar cambios en las distintas comunidades a través del tiempo, ver diferencias entre sitios protegidos y no protegidos para evaluar la efectividad de las áreas protegidas, o previo y posterior a eventos importantes, como lo son eventos climáticos de el Niño y derrames de petróleo, que pueden influir en su estructura (Cappo *et al.* 2003, Pelletier *et al.* 2011, De Vos *et al.* 2014, Alvarado *et al.* 2016).

La medición de parámetros como la distribución, densidad y biomasa de comunidades de especies es esencial para la aplicación de modelos ecológicos, sin embargo, estas medidas están influenciadas por el método con el que se obtengan (Watson *et al.* 2005, 2010, Colton & Sweaer 2010). El estudio de las poblaciones de organismos subacuáticos es un desafío puesto que los métodos convencionales implican que la investigación se lleve a cabo con buceo SCUBA (Self Contained Underwater Breathing Apparatus) (Weinberg 1981, Tresher & Gunn 1986, Willis & Babcock 2000, Pelletier *et al.* 2011). Esto implica grandes limitaciones en el tiempo que se puede invertir y de datos que se puedan obtener a partir de dichos estudios; además, las condiciones ambientales son un factor muy determinante en la realización o no de cada muestreo debido a que pueden afectar la visibilidad dentro del agua y por lo tanto interferir con la toma de datos, o incluso pueden poner en riesgo la vida del buzo por la presencia de fuertes corrientes (Colton & Sweaer 2010).

El censo visual es el método más comúnmente utilizado para el estudio de las comunidades de fauna íctica utilizando SCUBA (Willis & Babcock 2000, Willis *et al.* 2000). No obstante, al igual que otros métodos, éste conlleva una serie de sesgos y limitaciones que han sido bien estudiadas, entre las que figuran el comportamiento y coloración críptica de una especie, la habilidad del buzo para identificar y contar especies y el cambio

en el comportamiento de los peces en respuesta a la intrusión de los buzos (Brock 1982, Colton & Sweaer 2010). Aunque todos los métodos actuales tienen alguna clase de sesgo, se ha intentado desarrollar métodos nuevos (que en su mayoría han sido posibles gracias a los avances tecnológicos) para disminuir los sesgos de muestreo. Es por ello que las investigaciones en donde se comparan métodos de muestreos son cada vez más comunes (Willis *et al.* 2000, Colton & Sweaer 2010, Pelletier *et al.* 2011, Mallet & Pelletier 2014).

Durante el muestreo de las comunidades de fauna íctica el sesgo puede deberse tanto a la técnica de muestreo utilizada como a factores intrínsecos de las especies observadas (Colton & Sweaer 2010). Usualmente estos métodos asumen que la probabilidad de observar una especie es la misma para cualquier especie, pero en la realidad esto no sucede así debido a las diferencias en el comportamiento de cada una (McNeil 2008a,b). Lo anterior se debe considerar a la hora de escoger el método más adecuado para un estudio, según el objetivo que se tenga.

Este estudio tiene como objetivo describir las comunidades de peces asociados a tres arrecifes del Golfo Dulce censadas mediante dos métodos de muestreo, así como comparar y contrastar el efecto de ambas técnicas en la medición de parámetros ecológicos de la fauna íctica asociada a arrecifes.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio.– El trabajo se realizó del 26 al 28 de enero del 2017 en tres arrecifes dentro del Golfo Dulce, una bahía semicerrada ubicada en el Pacífico Sur de Costa Rica. Sándalo (8° 34' 43.90" N, 83° 21' 3.90" O) se encuentra en la zona externa del golfo se considera como un sitio de alto impacto ambiental debido a su cercanía a la desembocadura del río Tigre; Mogos (8° 43' 20.50" N, 83° 24' 36.40" O) por su parte, es un arrecife ubicado en la zona interna del golfo y se considera como un sitio más protegido puesto que se encuentra rodeado por la Reserva Forestal Golfo Dulce, por último Islotes (8°43' 49.5" N, 83° 23' 7.7"O), aunque está muy cercano a Mogos tiene mayor influencia del río Esquinas (Cortés 1990, Morales-Ramírez 2011).

Metodología de campo.– En cada sitio se realizaron censos de la fauna íctica mediante dos metodologías, censos visuales con buceo SCUBA y videos con cámaras pescadoras o BRUVs (baited remote underwater video stations). En el primer caso, mediante una cinta métrica, se definieron al azar tres transectos de 30m de largo y 5m de ancho (para un total de 150m²) sobre el arrecife en cada sitio. En cada transecto se cuantificó la diversidad y abundancia de peces arrecifales a lo largo del mismo durante 10 minutos. Para ello se identificó, contabilizó y se estimó la talla (aproximación) de todos los peces observados sobre el transecto. Los tamaños se clasificaron en las siguientes categorías: <5, 5-10, 10-15, 15-20, 20-25 y 25-30 cm. Se estimó la biomasa para cada especie a partir de las frecuencias de las tallas y utilizando los parámetros *a* y *b*, obtenidos de FishBase, donde:

$$\text{Peso} = a \times (\text{longitud total})^b$$

Para caracterizar el fondo del arrecife se determinó el índice de rugosidad (IR) y el porcentaje de cobertura de distintos sustratos. Para tomar dichas medidas, cada transecto de 30 m se dividió en 3 subtransectos de 10 m, de los cuáles se escogieron dos al azar. Se utilizó una cadena de 10 m para colocarla sobre el sustrato siguiendo el perfil del arrecife y se apuntó cuál fue la distancia recorrida respecto al transecto. El índice de rugosidad se calculó dividiendo la distancia recorrida sobre el transecto entre la longitud

real de la cadena (10 m) y se multiplicó por 100. De igual forma se utilizó la misma cadena para evaluar el sustrato; en los mismos subtransectos se extendió la cadena hasta completar los 10 m y en cada metro se observó cuál era el sustrato justo debajo de dicho punto. Los sustratos medidos fueron arena, cascajo, coral vivo y coral muerto (coral blanco o cubierto por tapetes de algas). En este caso se utilizó la cadena y no la línea del transecto ya que, debido a su peso, es seguro que la cadena se queda en el fondo y que no se moverá de su sitio.

En el caso de los BRUVs, se utilizaron cámaras GoPRO HERO 4 para hacer las filmaciones de los videos, las cuales fueron montadas sobre estaciones subacuáticas que consisten en una estructura metálica. En el lado hacia el que mira la cámara, se colocó un tubo de PVC con una malla conteniendo aproximadamente 300 g de trozos de sardina a modo de carnada. Las cuatro estaciones se colocaron desde el bote en distintas zonas del mismo arrecife. Debido a que los BRUVs se liberaron desde la superficie del agua, el punto exacto y el lado hacia el que cayó la cámara se dio de manera azarosa. El análisis de los videos obtenidos por este método se realizó con el programa EventMeasure. Se analizaron solamente 45 min de video para cada estación; en el mismo se contó la cantidad máxima de individuos (MaxN) de una misma especie reunidos en un único cuadro de video. Esta es una medida relativa de abundancia que evita el recuento de un mismo individuo más de una vez. En este caso no se obtienen medidas de la densidad y biomasa de las comunidades debido a que 1) se desconoce el área real muestreada en cada punto y 2) no se contó con el equipo necesario para tomar las tallas de los individuos.

Para ambos métodos las especies fueron agrupadas en categorías de dominancia según su densidad (ind/m^2) y ocurrencia (número de sitios donde se encontró la especie). De esta forma, se establecieron las categorías como: predominantes (densidad y ocurrencia mayores que el promedio), ocasionales (densidad mayor al promedio y ocurrencia menor al promedio), comunes (densidad menor y ocurrencia mayor al promedio) y raras (densidad y ocurrencia menores que el promedio) (Alvarado *et al.* 2016).

Análisis Estadístico.– Para determinar si existen diferencias en la composición de la fauna íctica entre los sitios, se realizó un PERMANOVA (Permutational Multivariate Analysis of Variance) de una vía y un análisis de conglomerados con el índice de Bray-Curtis, utilizando solamente los datos generados con las cámaras pescadoras debido a que este método captó un mayor número de especies y de individuos. Dicho análisis fue realizado con el programa PAST 3.14.

En cuanto la comparación entre los métodos de censo visual y video, los análisis de abundancia y dominancia se realizaron solamente con las especies observadas mediante ambos métodos y se tomaron todos los sitios juntos. Para determinar la diferencia entre las abundancias se estandarizaron los datos para cada método según el tiempo total por sitio (transecto = 30 min, BRUVs = 180min) de cada especie y se realizó una prueba de Wilcoxon pareada, debido a que los datos no cumplieron los supuestos de normalidad. Así mismo, se realizó una curva de acumulación de especies para cada método con el fin de comparar la riqueza de especies entre los mismos. Estos análisis se llevaron a cabo utilizando los programas PAST 3.14 y R.

Resultados

Se observaron un total de 2 281 individuos de peces asociados a los arrecifes del Golfo Dulce, de 21 familias y 49 especies. El sitio en el que se encontró un mayor número

de especies fue Mogos, mientras que Sándalo fue el sitio con mayor riqueza de familias, densidad de individuos y biomasa (Cuadro 1). Así mismo, Sándalo fue el sitio con mayor cobertura de coral vivo e índice de rugosidad (Cuadro 2). No se realizó ninguna prueba estadística para comparar la densidad, la biomasa, la rugosidad y la cobertura del fondo entre los sitios debido a las pocas réplicas en cada punto. Los tres arrecifes no presentaron diferencias en la composición de su comunidad íctica ($F = 1.341$; $p = 0.101$). Este resultado se hace evidente en la Fig. 2 donde no se observa un agrupamiento de las estaciones pertenecientes a un mismo sitio.

En cuanto a los métodos, con la técnica de muestreo por censo visual se encontraron en total 25 especies pertenecientes a 13 familias con una riqueza promedio (\pm DE) de 11.55 ± 2.83 especies por transecto, mientras que con los BRUVS se observó un total de 47 especies pertenecientes a 20 familias y un promedio (\pm DE) de 16.64 ± 5.89 especies por estación de cámaras pescadoras. Además, 24 especies se encontraron solamente por el método de cámaras pescadoras y dos con los censos visuales. Para la abundancia por especie en cada método, se obtuvo que la detectabilidad de este parámetro difiere y que el censo visual capta un mayor número de individuos por especie ($V=370.5$; $g. l.= 23$; $p<0.001$). En la Fig. 3 se muestra la curva de rarefacción individual para ambos métodos, donde el método de BRUVs se representa con una curva más creciente y menos asintótica que el método por transecto que lo posiciona como el mejor estimador de este parámetro. Con el método de censo visual un 43% de las especies se encontraron en más de un sitio y fueron muy abundantes por lo que se clasifican como predominantes, un 43% son raras, un 14% comunes, mientras que ninguna de las especies fue clasificada como ocasional ya que se observaron pocos representantes de dichas especies en un solo sitio (Fig. 4). Por su parte, con el método con BRUVs se obtuvo que un 43% de las especies son predominantes, 26% comunes, 26% raras y un 5% son ocasionales (Fig. 5).

Discusión

Al igual que lo reporta Cortés (1992), los fondos de los tres arrecifes visitados se componían en su mayoría de coral muerto (*Porites lobata*) y cascajo con grandes tapetes de algas recubriéndolos. Anteriormente se ha encontrado variabilidad entre las comunidades de organismos arrecifales de los arrecifes de las zonas interna y externa del Golfo Dulce (Cortés 1992). Sin embargo, en este estudio no se encontraron diferencias en la diversidad de las comunidades de fauna íctica entre los tres arrecifes explorados. El Golfo Dulce, al ser un sitio altamente protegido de las condiciones oceánicas externas, tiende a ser un ambiente muy estable; pero su clasificación entre zona interna y externa se debe a diferencias relacionadas a las condiciones tectónicas y a la exposición a la sedimentación (Cortés 1990). De acuerdo a esto, era de esperar que los dos arrecifes en la zona interna (Mogos y Punta Islotes) no presentaran diferencias en su diversidad. Sándalo, aunque presenta un mayor porcentaje de coral vivo según los transectos (Cuadro 2) no presenta diferencias en la diversidad, sin embargo, a grandes rasgos se observa que la densidad de individuos y la biomasa es mayor que los sitios de la zona interna (Cuadro 1), lo que podría sugerir que las diferencias entre estos arrecifes se reflejan más en estos atributos que en la diversidad de especies.

En cuanto a los métodos, al igual que Colton & Sweaer (2010) y Stobart *et al.* (2007), se encontró que el método visual capta una mayor abundancia que el método con estaciones de cámaras pescadoras. Estos resultados contradicen a otras investigaciones (Watson *et al.* 2005, Willis *et al.* 2000) donde el método con cámaras pescadoras es mejor para estimar este parámetro. Además, se ha estudiado el efecto de la carnada en las estaciones sobre la riqueza y abundancia de especies y los resultados señalan que

captan mayor abundancia de especies depredadoras que estaciones sin carnada o transectos visuales (Watson *et al.* 2005, Dorman *et al.* 2012). Una de las desventajas del censo visual es que un buceo SCUBA generalmente tiene efectos negativos sobre el comportamiento de los peces debido a la exhalación constante de burbujas y a la presencia de un organismo grande, que ahuyenta a muchas de las especies (Lindfield *et al.* 2014). Además, los conteos de las abundancias pueden ser subjetivos, sobre todo si se tiene una alta densidad de individuos en un sitio (Tresher & Gunn 1986).

Las diferencias con otros estudios pueden deberse a la manera en que se tomaron y analizaron los datos. Se debe recalcar que para este análisis solamente se utilizaron las especies compartidas por ambos métodos, aunque se encontraran más especies con los BRUVs y que los mismos están estandarizados de acuerdo al tiempo de muestreo y no al área. Si bien no se midió el área que graban las cámaras, esta puede variar mucho de un sitio a otro de acuerdo a las condiciones de visibilidad del agua y a la topografía del sitio en donde cae la cámara (Watson *et al.* 2005). Una de las ventajas que suponen las estaciones grabadoras frente a los transectos visuales, es que las primeras no tienen una limitación del tiempo que pueden permanecer bajo el agua (Willis & Babcock 2000) lo que las hace muy útiles para tomar más datos durante más tiempo y, por ende, detectar más individuos.

Por otra parte, las estaciones de video fueron mejores captando la riqueza de especies. En la Fig. 3 se observa que la curva de los transectos se hace asíntota con pocas especies, mientras que la curva de BRUVs abarca muchas más especies y no se hace asíntota, lo que indica que con más muestreos o más minutos de videos se podrían captar más especies, contrario a los transectos, donde se sugiere que con las réplicas realizadas se observaron la mayoría de las especies presentes en el sitio. El efecto carnada puede ser un factor importante que favorece los BRUVs ya que se espera que especies depredadoras sean atraídas a ella (Willis & Babcock 2000, Watson *et al.* 2005). Para este análisis no se estandarizó con el tiempo, lo que pudo haber contribuido a una mayor probabilidad de captar más especies. Así mismo, con este método se elimina el efecto buzo, por lo que especies que usualmente se espantan en los censos visuales serán más fácilmente observadas con las grabaciones.

En cuanto a la dominancia, existe una ligera diferencia en la detección de algunas especies como predominantes, comunes, ocasionales y raras (Figs. 4 y 5), aunque la mayoría de las especies permanecen en las mismas categorías. Este resultado puede estar relacionado con el comportamiento y el nivel trófico de cada especie (Tresher & Gunn 1986, Watson *et al.* 2005, Colton & Sweaver 2010). La atracción de depredadores a la carnada utilizada en los BRUVs aumenta la probabilidad de que este grupo se observe al utilizar este método en comparación con los censos visuales. Además, el rango de movilidad y la tendencia a agruparse de ciertos grupos influyen en la facilidad de observar diversas especies. Por ejemplo, muchos representantes de la familia Pomacentridae son muy territoriales por lo que se desplazan poco dentro de un sitio (Jones 2005) y, por ende, es más probable observar mayor cantidad durante censos visuales que con estaciones fijas, ya que estas últimas dependen del sitio en donde caigan. En contraparte, las familias Haemulidae, Lutjanidae y Balistidae son muy móviles y suelen formar cardúmenes (Appelddorn *et al.* 2009, Luo *et al.* 2009), por lo que son más fáciles de observar y estimar abundancia con el método de BRUVs.

Aunado a esto, también existen los parámetros de detectabilidad de cada método que se reflejan como una ventaja o desventaja en la detección de distintos grupos de especies. En general, los métodos convencionales (tanto censos visuales como BRUVs)

tienden a subestimar poblaciones de especies crípticas y pelágicas (Willis 2001), así que para censar estos u otros grupos se deben considerar otros métodos más específicos.

Aunque las ventajas y desventajas de los métodos varían en cuanto a la estimación de los parámetros de las comunidades de peces, en términos de logística el método con estaciones de video tiene gran ventaja. Por un lado, es más rentable económicamente invertir en el equipo una vez y usar el mínimo de personal para tomar los datos en el campo. Los censos visuales requieren al menos de dos buzos (sistema de seguridad recomendado por Divers Alert Network con su equipo respectivo, pero de acuerdo a la cantidad de datos que se deseen obtener es muy probable que se requiera invertir en más personal. Así mismo, el tiempo de toma de datos es mucho más reducido en los censos visuales debido al consumo de aire y riesgo de una enfermedad descompresiva. Por otro lado, para realizar adecuadamente los censos visuales es necesario un entrenamiento previo de todos los buzos que vayan a realizar la toma de datos (ej.: flotabilidad durante el buceo, reconocimiento de especies, estimación de tallas, estimación de abundancias) y estos estimados pueden variar de acuerdo al buzo (Pelletier *et al.* 2011). Debido a que la toma de datos de los videos se realiza en el laboratorio, se puede invertir una mayor cantidad de tiempo, el entrenamiento es más sencillo y las mediciones dejan de ser tan subjetivas (Mallet & Pelletier 2014). Junto a esto, existe la ventaja de que los videos quedarán como un registro permanente del muestreo y se pueden consultar de nuevo en cualquier momento para revisar los datos o tomar otro tipo de datos. No obstante, una ventaja de los transectos visuales sobre las cámaras pescadoras es que los transectos, al ser un método utilizado desde hace muchos años, es el método más estandarizado y el que más se utiliza en los censos de la fauna íctica, por tanto, resulta favorable para contrastar datos nuevos con datos existentes (Colton & Sweaer 2010, Alzate *et al.* 2014, Caldwell *et al.* 2016). Tal es el caso de los monitoreos a largo plazo en donde se emplea la misma metodología o alguna muy similar para que sus datos puedan ser comparables (Cappo *et al.* 2003).

En conclusión, el método más adecuado para censar comunidades ícticas depende del objetivo que se quiera seguir y de las especies a investigar, ya que ninguno de los métodos actuales es suficientemente completo para muestrear de manera óptima a todas las especies de peces arrecifales. En este caso, la mejor opción sería combinar ambos métodos para obtener la mayor cantidad de datos posible si es que se cuenta con los medios para realizarlo, ya que cada uno tiene ciertas ventajas sobre el otro.

Agradecimientos

A Mario Espinoza y Tatiana Araya por el planteamiento del proyecto y su ayuda con los análisis y el muestreo con buceo SCUBA. A Eduardo Chacón por su ayuda con el análisis estadístico. A Sofía Granados por su ayuda con la elaboración del mapa. Finalmente, a todas las compañeras del curso por su apoyo con el muestreo y el análisis de los videos.

Bibliografía

- Alvarado, J. J., A. Beita-Jiménez, S. Mena, C. Fernández-García, A. G. Guzmán-Mora & J. Cortés. 2016. Ecosistemas coralinos del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica: estructura y comparación 1987-2014. *Revista de Biología Tropical* 64:S153-S175.
- Appeldoorn, R. S., A. Aguilar-Perera, B. L. Bouwmeester, G. D. Dennis, R. L. Hill, W. Merten, C. W. Recksieck & S. J. Williams. 2009. Movement of fishes (Grunts:

- Haemulidae) across the coral reef seascape: a review of scales, patterns and processes. *Caribbean Journal of Science* 45:304-316.
- Alzate, A., F. A. Zapata & A. Giraldo. 2014. A comparison of visual and collection-based methods for assessing community structure of coral reef fishes in the Tropical Eastern Pacific. *Revista de Biología Tropical* 62:359-371.
- Brock, R. E. 1982. A critique of the visual census method for assessing coral reef fish populations. *Bulletin of Marine Science* 32:269-276.
- Caldwell, Z. R., B. J. Zgliczynski, G. J. Williams & S. A. Sandin. 2016. Reef fish survey techniques: assessing the potential for standardizing methodologies. *PLoS ONE* 11:e0153066.
- Cappo, M., E. Harvey, H. Malcolm & P. Speare. 2003. Potential of video techniques to monitor diversity, abundance and size of fish in studies of marine protected areas, pp 455-464. *In*: J. P., Beumer, A. Grant & D. C. Smith, eds. *Aquatic Protected Areas: what works best and how do we know?* World Congress on Aquatic Protected Areas Proceedings (2002: Cairns, Qld.).
- Cortés, J. 1990. The coral reefs of Golfo Dulce, Costa Rica: distribution and community structure. *Atoll Research Bulletin* 344:1-37
- Cortés, J. 1992. Los arrecifes coralinos de Golfo Dulce, Costa Rica: aspectos ecológicos. *Revista de Biología Tropical* 40:19-26.
- Colton, M. A. & S. E. Sweaer. 2010. A comparison of two survey methods: differences between underwater visual census and baited remote underwater video. *Marine Ecology Progress Series* 400:19-36.
- De Vos, L., A. Götz, H. Winker & C. G. Attwood. 2014. Optimal BRUVs (baited remote underwater video system) survey design for reef fish monitoring in the Stilbaai Marine Protected Area. *African Journal of Marine Science* 36:1-10.
- Dorman, S. R., E. S. Harvey & S. J. Newman. 2012. Bait effects in sampling coral reef fish assemblages with stereo-BRUVs. *PLoS ONE* 7:e41538.
- Jones, K. M. 2005. The effect of territorial damselfish (family Pomacentridae) on the space use and behaviour of the coral reef fish *Halichoeres bivittatus* (Bloch, 1971) (family Labridae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 324:99-111.
- Lindfield, S. J., E. S. Harvey, J. L. McIlwain & A. R. Halford. 2014. Silent fish surveys: bubble-free diving highlights inaccuracies associated with SCUBA-based surveys in heavily fished areas. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1061-1069.
- Luo, J., J. E. Serafy, S. Sponaugle, P. B. Teare & D. Kieckbusch. 2009. Movement of the gray snapper *Lutjanus griseus* among subtropical seagrass, mangrove and coral reef habitats. *Marine Ecology Progress Series* 380:255-269.
- Mallet, D. & D. Pelletier. 2014. Underwater video techniques for observing coastal marine biodiversity: a review of sixty years of publications (1952-2012). *Fisheries Research* 154:44-62.
- McNeil, M. A., E. H. Tyler, C. J. Fonnesebeck, S. P. Rushton, N. V. Polunin & M. J. Conroy. 2008a. Accounting for detectability in reef-fish biodiversity estimates. *Marine Ecology Progress Series* 367:249-260.

- McNeil, M. A., N. A. Graham, M. J. Conroy, C. J. Fonnesebeck, N. V. Polunin, S. P. Rushton, P. Chabanet & T. R. McClanahan. 2008b. Detection heterogeneity in underwater visual-census data. *Journal of Fish Biology* 73:1748-1763.
- Morales-Ramírez, A. 2011. La diversidad marina del Golfo Dulce, Pacífico Sur de Costa Rica: amenazas a su conservación. *Biocenosis* 24:9-20.
- Pelletier, D., K. Leleu, G. Mou-Tham, N. Guillemot & P. Chabanet. 2011. Comparison of visual census and high definition video transects for monitoring coral reef fish assemblages. *Fisheries Research* 107:84-93.
- Stobart, B., J. A. García-Charton, C. Espejo, E. Rochel, R. Goñi, O. Reñones, A. Herrero, R. Crec'hriou, S. Polti, C. Marcos, S. Planes & A. Pérez-Ruzafa. 2007. A baited underwater video technique to assess shallow-water Mediterranean fish assemblages: methodological evaluation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 345:158-174.
- Tresher, R. E. & J. S. Gunn. 1986. Comparative analysis of visual census techniques for highly mobile, reef-associated piscivores (Carangidae). *Environmental Biology of Fishes* 17:93-116.
- Watson, D.L., E. S. Harvey, M. J. Anderson & G. A. Kendrick. 2005. A comparison of temperate reef fish assemblages recorded by three underwater stereo-video techniques. *Marine Biology* 148:415-425.
- Watson, D. L., E. S. Harvey, B. M. Fitzpatrick, T. J. Langlois & G. Shedrawi. 2010. Assessing reef fish assemblage structure: how do different stereo-video techniques compare? *Marine Biology* 157: 1237-1250.
- Weinberg, S. 1981. A comparison of coral reef survey methods. *Bijdragen tot de Dierkunde* 51:199-218.
- Wilkinson, C. 2006. Status of coral reefs of the world: summary of threats and remedial action, pp 3-39. *In*: Cotê, I. M. & J. D. Reynolds, eds. *Coral reef conservation*. University Press. Cambridge, Inglaterra.
- Willis, T. J. 2001. Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology* 59:1408-1411.
- Willis, T. J. & R. C. Babcock. 2000. A baited underwater video system for the determination of relative density of carnivorous reef fish. *Marine & Freshwater Research* 51:755-763.
- Willis, T. J., R. B. Millar. & Babcock, R. C. 2000. Detection of spatial variability in relative density of fishes: comparison of visual census, angling, and baited underwater video. *Marine Ecology Progress Series* 198:249-260.

Cuadros y Figuras

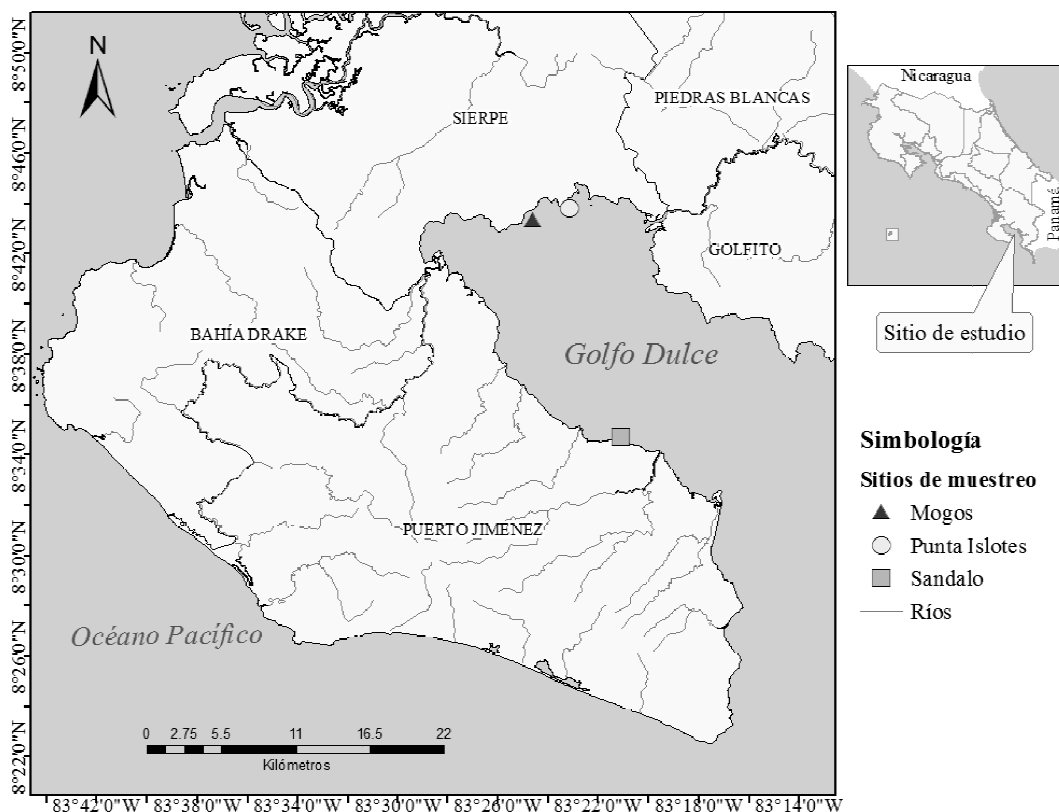


Figura 1. Arrecifes visitados dentro del Golfo Dulce para evaluar las comunidades de peces arrecifales entre el 26 y 28 de enero del 2017, Costa Rica.

Cuadro 1. Contraste de parámetros biológicos medidos en comunidades ícticas de tres arrecifes de Golfo Dulce según los métodos de censo visual con transecto y cámaras pescadoras (BRUVs).

| | Punta Islotes | | Mogos | | Sándalo | |
|--|---------------|-------|-------------|-------|-------------|-------|
| | Transecto | BRUVs | Transecto | BRUVs | Transecto | BRUVs |
| No. especies | 16 | 31 | 19 | 37 | 13 | 32 |
| No. familias | 11 | 13 | 12 | 16 | 8 | 18 |
| Densidad promedio (especies/m ²) | 0.044±0.066 | - | 0.065±0.139 | - | 0.077±0.078 | - |
| Biomasa promedio (Kg/Ha) | 5.47±5.49 | - | 11.23±13.87 | - | 13.16±13.78 | - |

Cuadro 2. Comparación del porcentaje de cuatro categorías del sustrato en los tres arrecifes evaluados utilizando el método de punto de intersección en el transecto.

| | Punta Islotes | Mogos | Sándalo |
|--------------------------------|---------------|-------------|------------|
| Arena/cascajo | 39.67% | 63.93% | 26.61% |
| Coral vivo | 16.38% | 11.91% | 24.23% |
| Coral muerto/tapete alga | 41.55% | 24.16% | 49.15% |
| Índice rugosidad promedio (IR) | 72.58±11.58 | 71.42±15.45 | 79.67±7.92 |

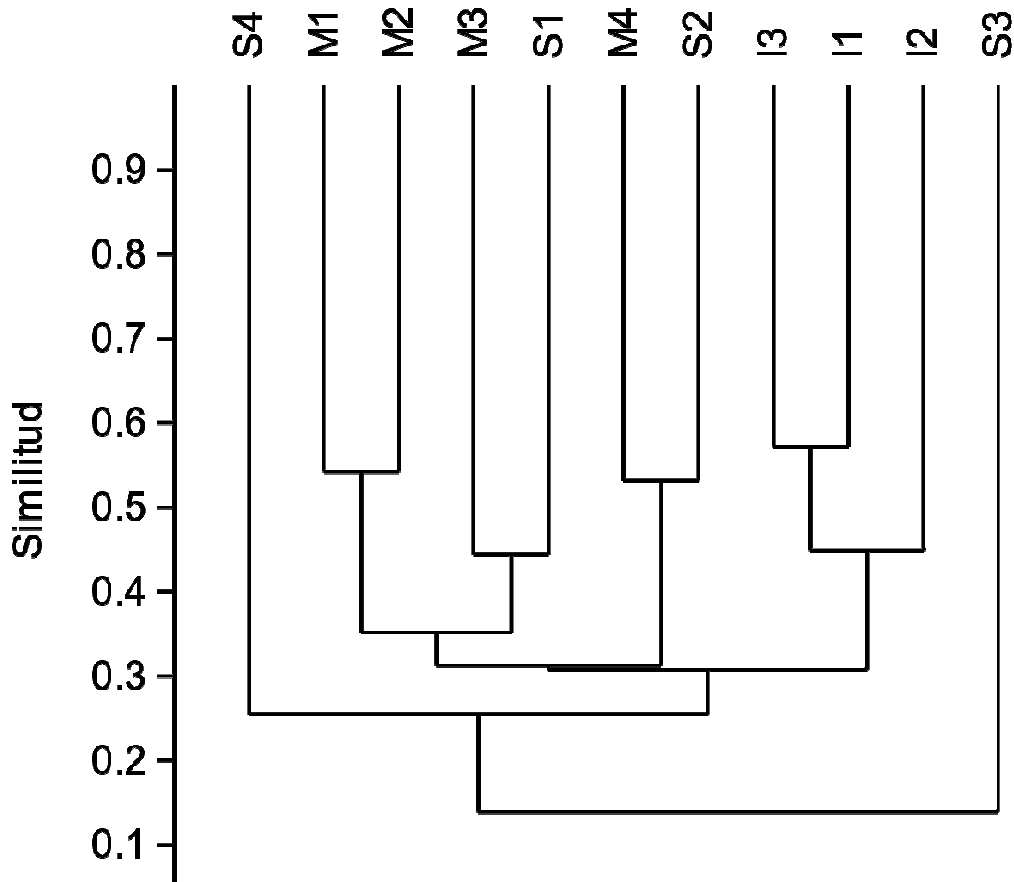


Figura 2. Análisis de conglomerados para la comunidad de peces arrecifales registradas en cuatro estaciones de cámaras pescadoras (BRUVs) en tres arrecifes del Golfo Dulce, Costa Rica. El análisis de conglomerados se construyó utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis y el método UPGMA (unweighted pair group average). I= Punta Islotes, M= Mogos, S= Sándalo, cada número corresponde a una estación perteneciente al sitio respectivo.

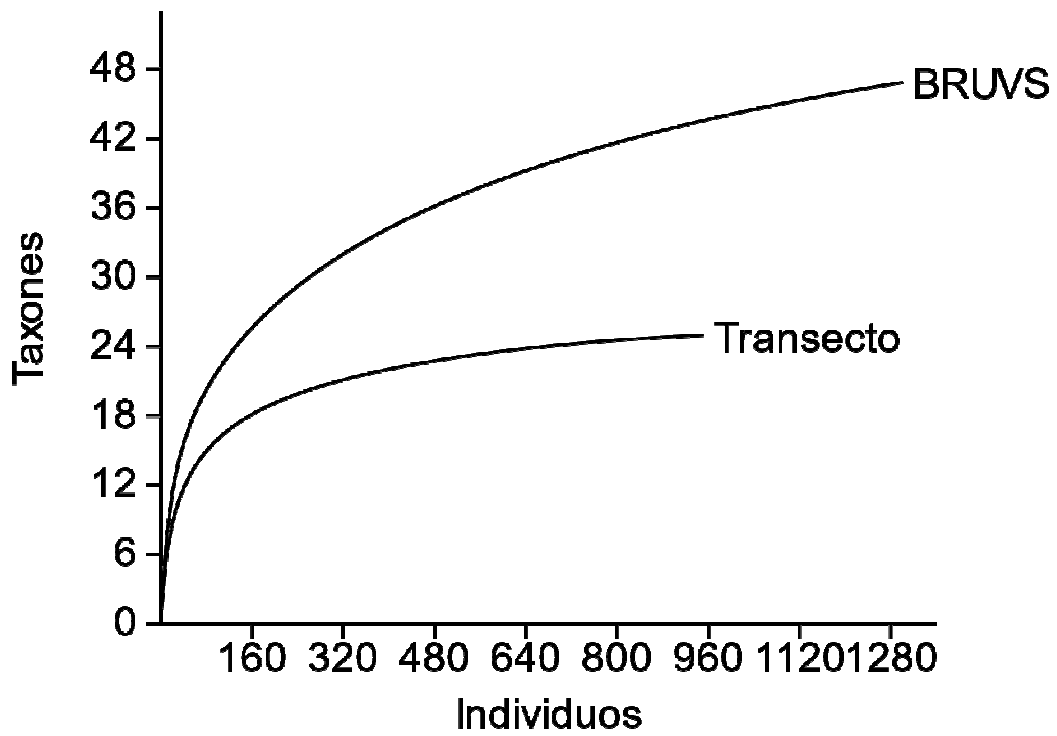


Figura 3. Curva de acumulación de especies para ambas técnicas de muestreo utilizadas, donde BRUVs se refiere al método de muestreo con estaciones fijas de video con carnada y transecto al método de censo visual.

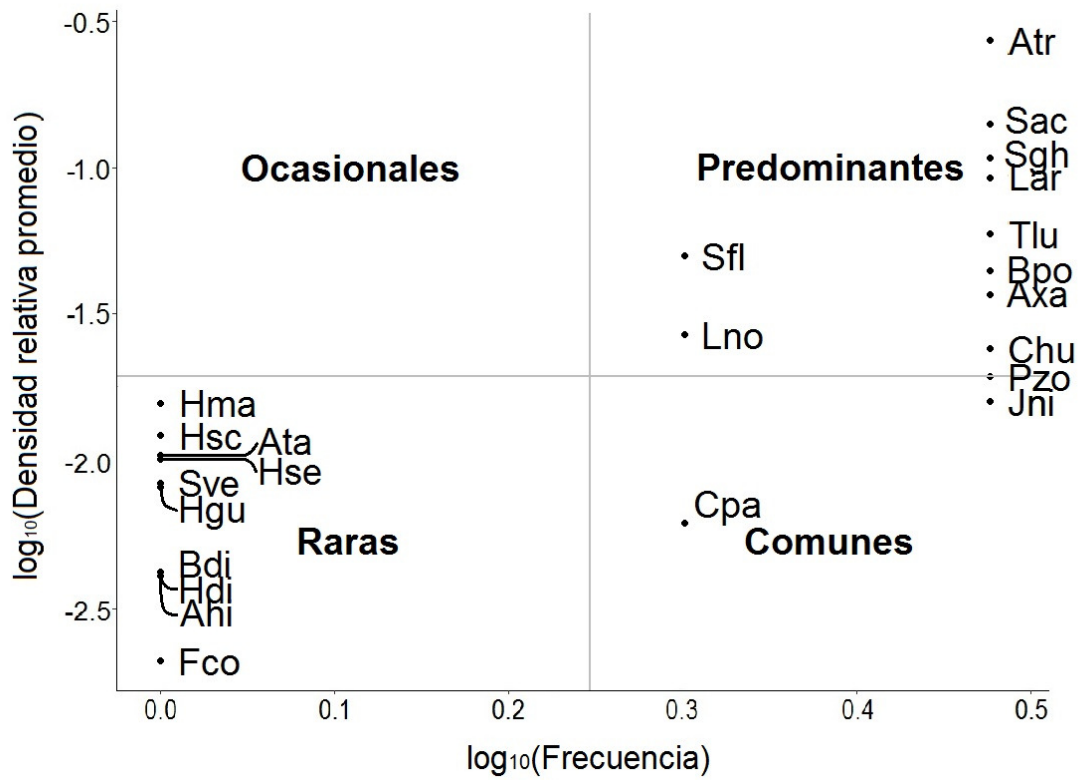


Figura 4. Categorías de dominancia de peces arrecifales según el método de censo visual, basado en densidad (indv/m²) y la presencia (número de sitios donde la especie fue observada) de todas las especies. Las líneas grises indican el promedio de la densidad y la presencia. Ver claves de especies en Cuadro 3.

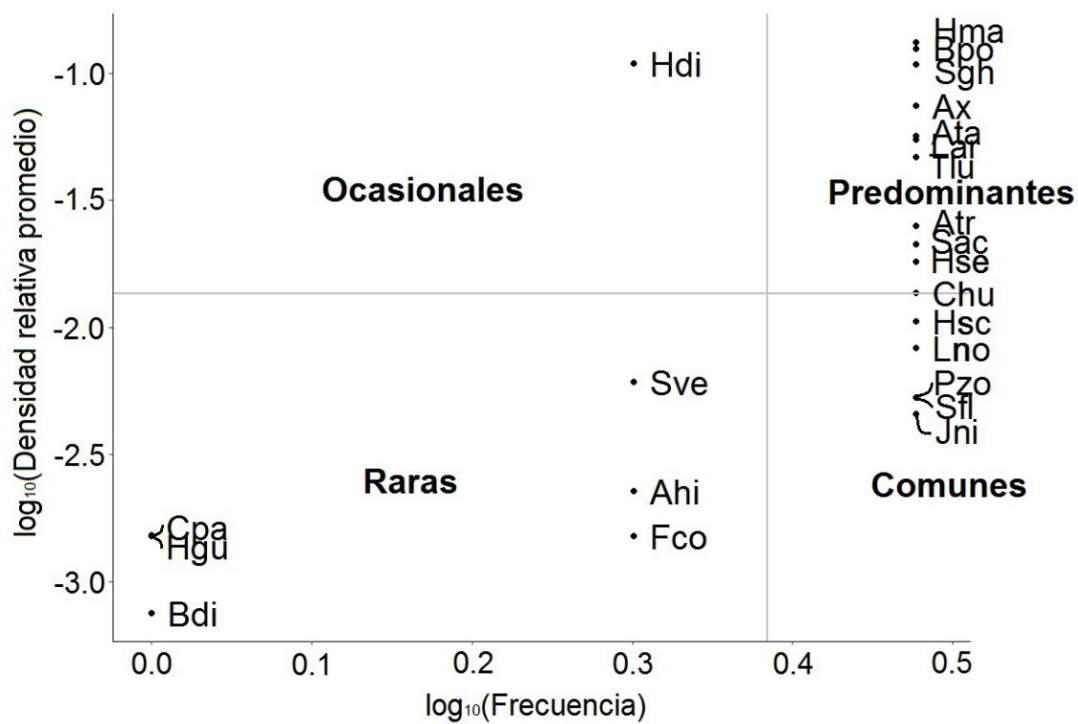


Figura 5. Categorías de dominancia de peces arrecifales según el método de BRUVs, basado en densidad (indv/m^2) y la presencia (número de sitios donde la especie fue observada) de todas las especies. Las líneas grises indican el promedio de la densidad y la presencia. Ver claves de especies en Cuadro 3.

Cuadro 3. Claves utilizadas para las especies compartidas en los métodos de censo visual y cámaras pescadoras

| Clave | Especie |
|--------------|----------------------------------|
| Atr | <i>Abudefduf troschellii</i> |
| Axa | <i>Acanthurus xanthopterus</i> |
| Ata | <i>Anisotremus taeniatus</i> |
| Ahi | <i>Arothron hispidus</i> |
| Bpo | <i>Balistes polylepis</i> |
| Bdi | <i>Bodianus diplotaenia</i> |
| Cpa | <i>Cephalopholis panamensis</i> |
| Chu | <i>Chaetodon humeralis</i> |
| Fco | <i>Fistularia commersonii</i> |
| Hma | <i>Haemulon maculicauda</i> |
| Hsc | <i>Haemulon scuderii</i> |
| Hse | <i>Haemulon sexfasciatum</i> |
| Hdi | <i>Halichoeres dispilus</i> |
| Hgu | <i>Hoplopargus guentherii</i> |
| Jni | <i>Jonrandallia nigrirostris</i> |
| Lar | <i>Lutjanus argentiventris</i> |
| Lno | <i>Lutjanus novemfasciatus</i> |
| Pzo | <i>Pomacanthus zonipectus</i> |
| Sgh | <i>Scarus ghobban</i> |
| Sac | <i>Stegastes acapulcoensis</i> |
| Sfl | <i>Stegastes flavilatus</i> |
| Sve | <i>Sufflamen verres</i> |
| Tlu | <i>Thalassoma lucasanum</i> |

Hojarasca y complejidad vegetal: Evaluación de factores clásicos propuestos como determinantes de la riqueza y abundancia de herpetofauna presente en cacaotales

Yanil Bravo-Méndez

Coordinador: Gerardo (Cachí) Chaves

Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica; yanilbm91@gmail.com

La homogenización de los hábitats naturales debido al cambio en el uso de suelo, ha generado una rápida reducción de la diversidad. Los monocultivos de cacao son parte de este proceso, sin embargo, el mantenimiento de árboles en estos sitios, ha mostrado que pueden sostener una alta diversidad de grupos como anfibios y reptiles. Al desconocer con certeza que factores son los que propician esta diversidad, se plantea en el presente estudio, determinar si los factores clásicos como el volumen de la hojarasca y la complejidad estructural del cacaotal, tienen un efecto en la diversidad de anfibios y reptiles. Para esto se realizaron nueve cuadrículas en un cacaotal abandonado, en las cuales se registró la herpetofauna presente y las características de la hojarasca y complejidad vegetal. Los resultados principales señalan que el volumen de la hojarasca no parece relacionarse con la diversidad de herpetofauna, sin embargo, los árboles con DAP > 10 cm tienen un efecto en la abundancia. Esto puede ser debido a las condiciones de temperatura y humedad que favorece una mayor cobertura de dosel y que se relacionan con las necesidades fisiológicas de la herpetofauna.

Palabras clave: Anfibios, reptiles, homogenización del paisaje, diversidad, cultivos.

La pérdida de la diversidad en los ecosistemas se ha atribuido a la destrucción, fragmentación y homogenización del hábitat (Knutson 1999, Rodríguez & Fuentes 2005). Esta reducción de la heterogeneidad, fundamentalmente se debe a efectos antropogénicos como el crecimiento poblacional, que trae consigo una mayor expansión de las áreas destinadas a la urbanización y los agrosistemas (Gutiérrez 2011). Sin embargo, una buena planificación urbana y la implementación de estrategias como la agroforestería, que consiste en mantener o insertar especies arbóreas nativas del sitio en los campos de cultivo (Nair 1985, García & Ong 2004), proveen servicios importantes en la conservación (Soto 2009, Gutiérrez 2011, Orozco *et al.* 2015).

No obstante, el crecimiento de estos árboles dentro de plantaciones también se da de forma natural, tal y como sucede en los cacaotales abandonados. Esta estrategia ya sea inducida o no, ha mostrado tener resultados positivos para el albergue de una alta diversidad de aves, mamíferos, insectos, anfibios y reptiles en los cacaotales (Guiracocha *et al.* 2001, Bos 2007, Van Bael *et al.* 2007, Whitfield *et al.* 2017). Respecto a los anfibios y reptiles, Liberman (1986) y Heinen (1992) en cacaotales abandonados, así como Soto (2009) y Gutiérrez (2011) en sistemas agroforestales con cacao, determinaron que estos sitios poseen una riqueza de herpetofauna similar e inclusive una mayor abundancia que los bosques, sin embargo, no los reemplazan, ya que muchas especies solamente se encuentran en sitios con poca o nula perturbación.

Algunos de los factores clásicos atribuidos a estos sitios que permiten una alta diversidad de herpetofauna, es la mayor heterogeneidad en la vegetación, lo cual aumenta la disponibilidad de nichos potenciales (Barlow *et al.* 2007, Soto 2009). Además, en estas zonas las condiciones de la hojarasca pueden favorecer sitios para el refugio,

alimentación y reproducción de estos animales (Lieberman 1986, Fauth *et al.* 1989). No obstante, también se ha determinado que son las condiciones microclimáticas las que limitan el establecimiento de los ensambles de herpetofauna en estos sitios, y restan importancia a los otros factores (Folt & Reider 2013). Con base en esta incertidumbre, sobre que características ecológicas de los cacaotales favorecen la presencia de diversas especies de herpetofauna se realizó el presente estudio. El objetivo es determinar si factores como el volumen de la hojarasca y la complejidad estructural de la vegetación presente en el cacaotal, tienen un efecto en la diversidad de anfibios y reptiles. De acuerdo con estudios anteriores (Bastazini *et al.* 2007, Soto 2009, Orozco *et al.* 2015) se espera que exista una mayor diversidad de herpetofauna en sectores del cacaotal que presenten un mayor volumen de mantillo y una mayor complejidad de la vegetación.

Materiales y métodos

Sitio de estudio: El estudio se realizó en un cacaotal abandonado contiguo a las instalaciones de la Fundación Neotrópica ubicada en Agua Buena de Rincón de Osa, dentro de la Región forestal Golfo Dulce, en las tierras bajas del pacífico sur de Costa Rica (8°41'58"N y 83°30'43"O). El clima de esta región se caracteriza por ser lluvioso con influencia monzónica, cuyo rango de temperatura va de los 17-30°C y una precipitación media anual de 4282 mm (Solano & Villalobos 2000). El muestreo se realizó durante la estación seca (Diciembre-Marzo), en la cual se da una alta radiación solar. Según la clasificación de zonas de vida (Holdridge *et al.* 1971), los bosques de esta región están clasificados como bosque muy húmedo tropical. Estos bosques son sumamente diversos, con más de 2600 especies de plantas vasculares registradas. Además los campos de cultivo también forman parte de la vegetación presente, como las plantaciones de piña, palma aceitera, teca, pochote y en ocasiones cacao (Gilbert *et al.* 2016).

Métodos de muestreo: La recolecta de datos se realizó los días 17, 18 y 19 de enero del 2017, entre 0800 h y 1200 h. Se establecieron un total de nueve cuadrículas de 8 x 8 m, posicionadas en tres sectores distintos del cacaotal. Se realizaron tres cuadrículas por sector, donde la primera cuadrícula era colocada al azar dentro del cacaotal, mientras que las siguientes eran colocadas 10 m después alejándose del borde. Para encontrar la herpetofauna presente dentro del cuadrante, se situaba una persona en cada esquina, cada una de las cuales se movía hacia su derecha removiendo exhaustivamente la hojarasca hasta llegar a la siguiente esquina, posteriormente, las personas se movían 1 m hacia dentro del cuadrante y repetían la actividad anterior hasta que todos convergían en el centro. La herpetofauna encontrada se capturaba y se colocaba en bolsas para su identificación en el campo, además se anotaba el sexo y estadio del animal cuando esto era posible de determinar. Cuando finalizaba el muestreo en la cuadrícula los animales eran liberados.

Para cuantificar el volumen de la hojarasca se tomaron dos muestras del matillo de 1 m² de dos esquinas de cada cuadrante. Las hojas de estas muestras se contabilizaron y clasificaron en tres tipos: enrolladas, dobladas y planas. Las hojas enrolladas y dobladas al tener una forma tridimensional se les midió el largo, ancho y alto para determinar el volumen de cada hoja, asumiendo una forma rectangular, y obtener el volumen general de hojarasca de cada muestra. Para la caracterización de la complejidad del microhábitat en cada cuadrícula se contabilizó la cantidad de árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP, aprox. 134 cm de alto) mayor a 10 cm, así como el número de troncos caídos, palmas con raíces fúlcreas y árboles con gambas.

Análisis estadístico: A pesar de que la biología de los anfibios y reptiles son distintas, el análisis se realizó en conjunto ya que sus representantes terrestres tienen

requerimientos similares y los datos son pocos. Primeramente, para las 6 cuadrículas que poseían el promedio del volumen de la hojarasca se realizó un modelo de regresión lineal generalizada con distribución binomial negativa, para determinar su efecto en la riqueza de especies y abundancia de organismos de especies. Para probar el efecto del resto de las variables ambientales en el total de cuadrículas, igualmente se formularon modelos lineales generalizados con distribución binomial negativa y se seleccionó el modelo más parsimonioso utilizando Criterio de Información de Akaike (AIC). Se utilizó un análisis de correspondencias canónicas (CCA) para explorar las relaciones entre las especies y las variables ambientales. Para las especies que presentaron más de 10 individuos se realizaron modelos lineales generalizados distribución binomial negativa, para observar el efecto de las variables ambientales en cada especie. Se aplicó la prueba de mantel para evaluar si hay una correlación entre la matriz de similitud de composición de especies de las cuadrículas usando el índice Bray-Curtis y la matriz de similitud ambiental usando distancia Euclideanas. Para todos los análisis se utilizó el programa estadístico R3.3.2 (R Development Core Team 2016)

Resultados

En el total de sectores muestreados del cacaotal abandonado, se colectaron e identificaron 50 especímenes de anfibios y reptiles, pertenecientes a 7 especies (Cuadro 1). La rana, *Craugastor stejnegerianus* fue la especie más abundante, con un 60% del total de individuos, seguida por la lagartija, *Norops polylepis* con un 16%. El volumen promedio de la hojarasca en el cacaotal fue de 175.78 (DE \pm 107.49) cm³, donde el tipo de hoja dominante fue la hoja plana con un porcentaje promedio del 40.43 (DE \pm 11.64) % del total de cada muestra. Además el promedio de troncos caídos, árboles con DAP > 10 cm y árboles con gambas es de 2 (DE \pm 1.95), 4 (DE \pm 1.84) y 1 (DE \pm 0.87), respectivamente.

En relación con la diversidad de anfibios y las características del microhábitat, se determinó que el número de especies es independiente del volumen de la hojarasca (Cuadro 2, Fig. 1). En relación con los otros factores medidos, únicamente la cantidad de árboles con DAP > 10 cm tuvo un efecto en la cantidad de especies y organismos de herpetofauna presentes en el cacaotal (Cuadro 2, Fig. 2).

Respecto a la composición de herpetofauna según las variables ambientales consideradas en el análisis de ordenación, los ejes correspondientes al Eje canónico 1 y Eje canónico 2 explican un 56.36% de la composición de anfibios y reptiles del sitio (Fig. 3). De forma detallada, la lagartija *N. capito* está mayormente asociada al volumen de la hojarasca. Las ranas *A. talamancae* y *C. golmeri*, así como la lagartija *L. southi* parecen estar más asociadas a la cantidad de árboles con gambas y con DAP > 10 cm, mientras que para *N. polylepis* y *Pristimantis ridens* no se encontró evidencia de que tengan una relación con las variables medidas. De las especies estudiadas solamente *C. stejnegerianus* presentó más de 10 individuos. El mejor modelo para la cantidad de individuos de esta rana contiene el volumen de la hojarasca y la cantidad de árboles con DAP > 10 cm, donde solamente esta última tiene un efecto en la variable mencionada (Cuadro 3, Fig. 4). Por último, las distancias de similitud entre cuadrículas según la composición de especies no están correlacionados con las distancias de similitud según los factores ambientales ($Z_m=0.34$, $p=0.113$, $nperm=9999$).

Discusión

La riqueza y abundancia de anfibios y reptiles parece no estar directamente relacionada con el volumen de la hojarasca presente en el cacaotal estudiado, contrario a

lo esperado y reportado anteriormente, donde se le adjudica a la hojarasca la alta diversidad de especies (Lieberman 1986). Heinen (1992) señala que los volúmenes de hojarasca en estos sitios, puede deberse, primeramente a que el cacao cambia sus hojas hasta cuatro veces al año, y además la gran cantidad de antocianinas permite que las hojas resistan la degradación bacteriana. Esto favorecería la disponibilidad de presas (artrópodos) y perchas para el refugio y reproducción de la herpetofauna (Lieberman 1986).

En relación con la complejidad estructural de la vegetación, los resultados obtenidos demuestran que una mayor cantidad de árboles con un DAP > 10 cm, tienen un efecto positivo sobre la abundancia de especies y organismos de herpetofauna presentes, sin embargo, las otras características de la vegetación, como la cantidad de árboles con gambas, troncos caídos y palmas con raíces fúlcneas no parecen tener el mismo efecto. Es posible que esos árboles con diámetros mayores poseen un follaje que propicia una mayor cobertura de dosel, la cual ha sido asociada positivamente con la diversidad de herpetofauna, debido a que genera una menor temperatura y mayor humedad, lo cual se relaciona positivamente con las necesidades fisiológicas de los anfibios (Heyer & Berven 1973, Soto 2009, Orozco *et al.* 2015).

C. stejnegerianus, fue la especie más abundante en el sitio, lo cual coincide con estudios previos, donde se reporta a Craugastoridae como la familia más común dentro de los cacaotales (Soto 2009), esta relación se debe posiblemente a que los miembros de esta familia son especies diurnas muy activas en la hojarasca, poseen dietas variables y se encuentran adaptadas a hábitats alterados (Lieberman 1986). Además, *C. stejnegerianus* mostró una asociación positiva con la cantidad de árboles con DAP > 10 cm, esto posiblemente se debe a que esta rana puede estar aprovechando las condiciones promovidas por este factor, como una menor incidencia directa de los rayos solares y disminución de la temperatura (Soto 2009).

Es posible que otras variables ambientales estén afectando los resultados de diversidad observados, ya que se ha señalado que períodos muy secos, como el presentado durante el estudio (Observación personal), pueden ser condiciones extremas para estos animales, por lo cual la riqueza y abundancia reportada puede disminuir drásticamente (Inger 1980, Heinen 1992). Por lo tanto, las condiciones de hojarasca y la vegetación, si podrían estar afectando la presencia de especímenes de herpetofauna, pero en ciertos periodos del año las condiciones climáticas de los cacaotales obligan a los individuos a desplazarse a otros sitios con mayor disponibilidad de agua. Folt y Reider (2013) en un estudio realizado en tres diferentes plantaciones forestales, señalan que la plantación de *Virola*, la cual poseía una menor profundidad de la hojarasca, presentó una mayor abundancia de herpetofauna, por lo que atribuyen este resultado a otros factores como la humedad, la cual es necesaria para mantener la hidratación en los anfibios terrestres.

Por otra parte, es probable que el cacaotal estudiado aún se encuentre en un nivel bajo de sucesión, ya que se ha establecido que en cacaotales con un menor tiempo de sucesión hay una mayor dominancia de las especies (Heinen 1992, Whitfield *et al.* 2017), y poca diversidad, lo que puede indicar que el cacaotal en estudio aún es estructuralmente simple, sin embargo, la presencia de algunos árboles maduros pueden indicar un nivel de sucesión mayor, por esta razón sería interesante realizar este estudio a largo plazo, para observar que factores ambientales influyen según la época del año y a través del tiempo. Asimismo el estudio presenta algunas limitaciones, tales como, una muestra muy pequeña que probablemente no sea representativa del sitio o demuestre poco la variabilidad de los factores ambientales estudiados. Además, es necesario

emplear una forma de medir el volumen de la hojarasca de una forma más precisa y estandarizada.

En conclusión, la diversidad de anfibios y reptiles en el cacaotal parece no verse afectada por los factores clásicos como las condiciones del volumen de la hojarasca. Por su parte, se encontró que solamente la cantidad de árboles con diámetros mayores a 10 cm diversidad de especies de herpetofauna, probablemente debido a las características microclimáticas, como mayor humedad y menor temperatura generadas por una mayor cobertura de dosel. Las especies registradas en este cacaotal abandonado demuestran que estos sitios además de proveer beneficios económicos también favorecen algunos servicios ecosistémicos, como la conservación de la fauna local.

Agradecimientos

A el profesor Gerardo (Cachí) Chaves por proponer y colaborar en la realización de este trabajo. A los compañeros José Miguel Valverde, María José Monge, Jimena Obregón y María José Mata por su participación en la colecta de datos. A los profesores Federico Bolaños, Eduardo Chacón y Luis Sandoval por sus sugerencias, comentarios y ayuda brindada durante la realización de este trabajo.

Bibliografía

- Barlow, J., T. A. Gardner, I. S. Araujo, T.C. Avila, A. B. Bonaldo, J. E. Costa, M.C. Esposito, L. V. Ferreira, N. F. Lo-Man-Hung, L. M. Mestre, R. Miranda, A. L. Nunes-Gutjahr, W.L. Overal, L. Parry, S. L. Peters, M.A. Ribeiro-Junior, M.N. da Silva, C. da Silva Motta, C. A. Peres, J. Hawes, M. I. Hernandez, M. S. Hoogmoed, R. N. Leite, J. R. Malcolm, & M. B. Martins. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 1–6.
- Bastazini, C. V., J. F. Munduruca, P. L. Rocha & M. F. Napoli. 2007. Which environmental variables better explain changes in anuran community composition? A case study in the São João, Bahia, Brazil. *Herpetologica* 63: 459–471.
- Bos, M., I. Steffan & T. Tschardt. 2017. The contribution of cacao agroforests to the conservation of lower canopy ant and beetle diversity in Indonesia. *Biodiversity and Conservation* 16: 2429–2444.
- Fauth, J. E., B. I. Crother & J.B. Slowinski. 1989. Elevational patterns of richness, evenness, and abundance of the costarican leaf litter herpetofauna. *Biotropica* 21: 178–185.
- Folt, B., & K. E. Reider. 2013. Leaf-litter herpetofaunal richness, abundance and community assembly in mono-dominant plantations and primary forest of northeastern Costa Rica. *Biodiversity and Conservation* 22: 1-14.
- García, L. & C. K. Ong. 2004. Ecological interactions, management lessons and design tools in tropical agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 61: 221–236.
- Gilbert, L. E., C. A. Christen, M. Altrichter, J. T. Longino, P. M. Sherman, R. Plowes, M. B. Swartz, K.O. Winemiller, J. A. Weghorst, A. Vega, P. Phillips, C. Vaughan, M. Kappelle. 2016. The southern pacific lowland evergreen moist forest of the Osa region. Pp. 360-411. In: M. Kappelle, ed. *Costa Rican Ecosystems*. The University of Chicago Press. Chicago.

- Guiracocha, G., C. Harvey, E. Somarriba, U. Krauss & E. Carrillo. 2001. Conservación de la diversidad en sistemas agroforestales con cacao y banano en Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 8: 7-11.
- Gutiérrez, R.A. 2011. Impacto de los sistemas agroforestales con cacao (*Theobroma cacao*) en la conservación de herpetofauna de hojarasca, en un paisaje fragmentado del trópico húmedo de Panamá. Tesis de Maestría. Escuela de Posgrado, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Heinen, J.T. 1992. Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: Some Implications for Faunal Restoration. *Biotropica* 24: 431-439.
- Heyer, W. R. & K. Berven 1973. Species diversities of herpetofaunal samples from similar microhabitats at two tropical sites. *Ecology* 54: 642-645.
- Holdridge, L.R., W.C. Grenke, W.H. Hatheway, T. Liang & J.A. Tosi. 1971. Forest environments in the tropical life zone. Pergamon Press, Oxford.
- Inger, R. 1980. Densities of floor-dwelling frogs and lizards in lowland forests of Southeast Asia and Central America. *American Naturalist* 115: 761-770.
- Knutson, M. G., J. R. Sauer, D. A. Olsen, M. J. Mossman, M. Hemesath, & M. J. Lannoo. 1999. Effects of landscape composition and wetland fragmentation on frog and toad abundance and species richness in Iowa and Wisconsin, USA. *Conservation Biology* 13: 1437-1446.
- Lieberman, S. S. 1986. Ecología de la herpetofauna del mantillo del suelo de un bosque neotropical: La Selva, Costa Rica. *Acta Zoológica Mexicana* 15: 1-72.
- Nair, P.R. 1985. Classification of agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 3: 97-128.
- Orozco, L., B. Molinares, G. Soto, O. Deheuvels, J. Rojas, A. López & F. Vásquez. 2015. Diversidad de herpetofauna (anfibios y reptiles) en cacaotales y fragmentos de bosque en Waslala, Nicaragua. *Revista Agroforestería tropical* 1: 42-59.
- R Development Core Team. 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rodríguez, J. A. & C. F. Fuentes. 2005. Diversidad de Herpetofauna y Miriápodos en tres sitios con diferente historia de uso en la Reserva de Vida Silvestre "Los Guatuzos". Río San Juan, Nicaragua. Universidad de Guadalajara, México y Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua (UNAN). 105 p.
- Solano, J., & R. Villalobos. 2000. Regiones y subregiones climáticas de Costa Rica. San José, Costa Rica: Instituto Meteorológico Nacional. 20p.
- Soto, G. 2009. Contribución al conocimiento del paisaje de cacaotales, como hábitat para el mantenimiento de la diversidad de herpetofauna en Talamanca, Costa Rica. Tesis de Grado. Escuela de Posgrado, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Van Bael, S. A., P. Bichier, I. Ochoa & R Greenberg. 2007. Bird diversity in cacao farms and forest fragments of western Panama. *Biodiversity and Conservation*, 16: 2245-2256.
- Whitfield, S. M., K. E. Bell, T. Philippi, M. Sasa, R. Bolaños, G. Chaves, J. M. Savage & M. A. Donnelly. 2007. Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 8352-8356.

Cuadros y Figuras

Cuadro 1. Riqueza y abundancia de la herpetofauna de hojarasca para un cacaotal abandonado. Agua Buena, Osa.

| Especies | Número de individuos |
|--|----------------------|
| Anura (Ranas) | |
| Aromobatidae | |
| <i>Allobates talamancae</i> (Cope, 1875) | 1 |
| Craugastoridae | |
| <i>Craugastor</i> cf. <i>gollmeri</i> (Peters, 1863) | 1 |
| <i>Craugastor stejnegerianus</i> (Cope, 1893) | 30 |
| <i>Pristimantis ridens</i> (Cope, 1866) | 6 |
| Squamata (Lagartijas) | |
| Gymnophthalmidae | |
| <i>Leposoma southi</i> (Ruthven & Gaige, 1934) | 2 |
| Dactyloidae | |
| <i>Norops capito</i> (Peters, 1863) | 2 |
| <i>Norops polylepis</i> (Peters, 1874) | 8 |
| Total | 50 |

Cuadro 2. Modelos lineales generalizados que mejor explicaron la cantidad de especies e individuos de herpetofauna según el volumen de la hojarasca, la cantidad de árboles con DAP>10, árboles con gambas, troncos caídos y palmas con raíces fúlcreas. Los modelos 1 y 3 incluyen solamente el Volumen de la hojarasca (V.H). Los modelos 2 y 4 fueron seleccionados con base en todas las variables como los modelos más parsimoniosos y contienen solamente la cantidad de árboles con DAP>10 (A.DAP).

| | Estimado | GL | EE | Z | p |
|-------------------------------|----------|----|-------|-------|-----------|
| Cantidad de especies | | | | | |
| Mod 1(Intercepto) | 1.4 | 5 | 0.49 | 2.132 | 0.033 * |
| V.H | 0.0003 | 5 | 0.002 | 0.14 | 0.885 |
| Mod 2(Intercepto) | -0.35 | 10 | 0.60 | -0.58 | 0.558 |
| A. DAP | 0.26 | 10 | 0.11 | 2.30 | 0.022* |
| Cantidad de individuos | | | | | |
| Mod 3(Intercepto) | 1.30 | 5 | 0.51 | 2.56 | 0.01* |
| V.H | 0.002 | 5 | 0.002 | 1.10 | 0.273 |
| Mod 4(Intercepto) | -0.35 | 10 | 0.50 | -0.71 | 0.478 |
| A. DAP | 0.39 | 10 | 0.09 | 4.32 | <0.001*** |

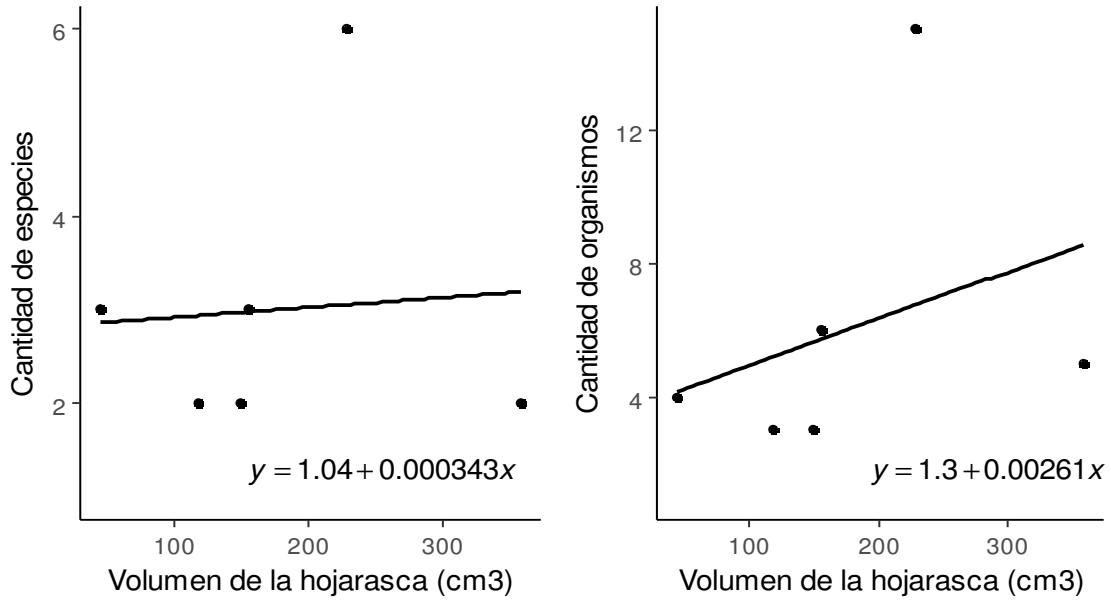


Figura 1. Relación el volumen de la hojarasca y la cantidad de especies y organismos de herpetofauna presente en un cacaotal abandonado.

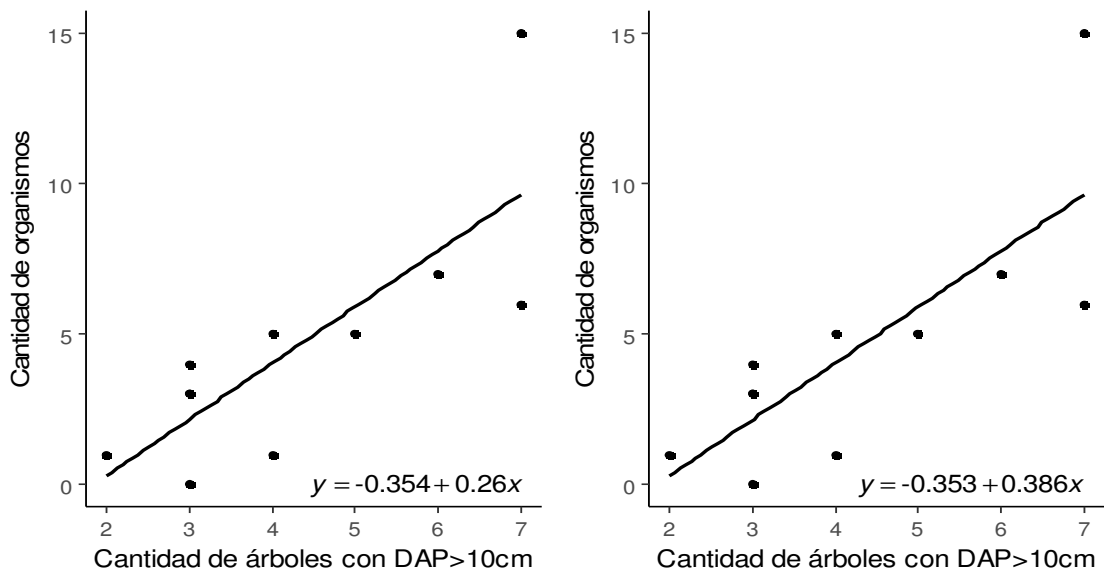


Figura 2. Relación la cantidad de árboles con DAP > 10cm y la cantidad de especies y organismos de herpetofauna presente en un cacaotal abandonado.

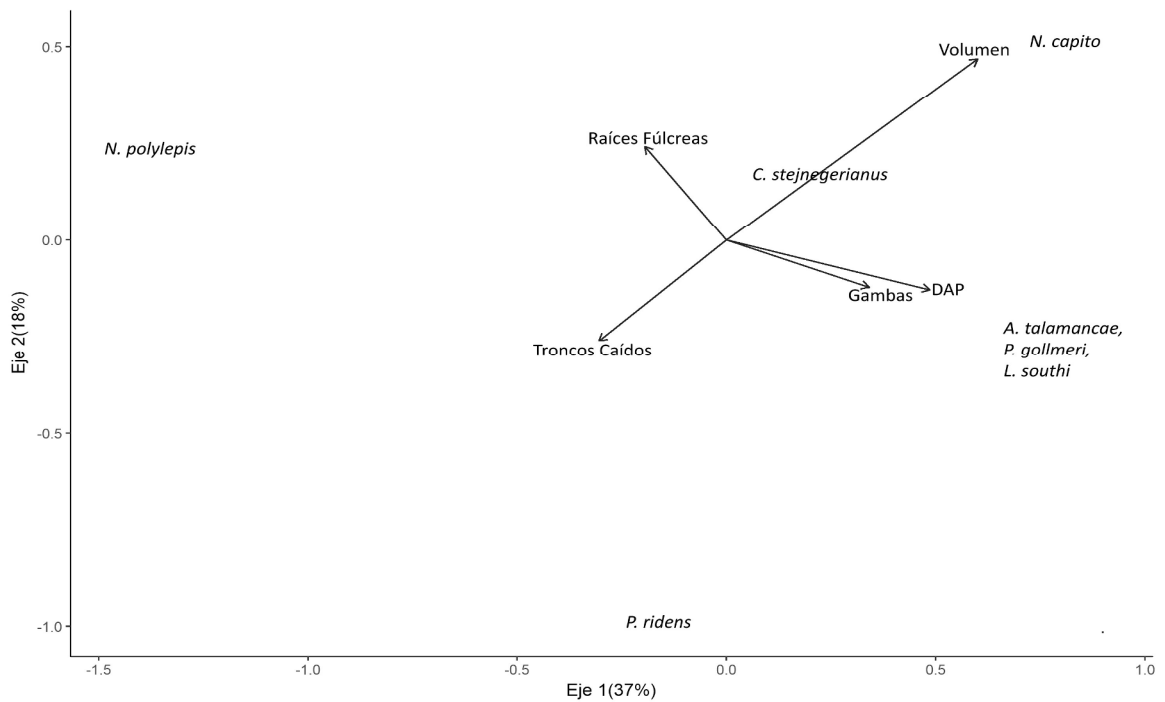


Figura 3. Análisis de ordenación de las especies de herpetofauna encontradas y el volumen de la hojarasca, la cantidad de árboles con DAP>10, árboles con gambas, troncos caídos y palmas con raíces fúlcreas.

Cuadro 3. Modelo lineal generalizado más parsimonioso para la cantidad de individuos de la rana *C. stejnegerianus* según el volumen de la hojarasca, la cantidad de árboles con DAP>10, árboles con gambas, troncos caídos y palmas con raíces fúlcreas. El modelo seleccionado incluye volumen de hojarasca (V.H) y árboles con DAP>10 (A.DAP).

| | Estimado | GL | EE | Z | p |
|------------------|----------|----|-------|-------|--------|
| Mod1(Intercepto) | -1.26 | 5 | 1.00 | -1.27 | 0.204 |
| V.H | 0.004 | 5 | 0.002 | 1.60 | 0.110 |
| A.DAP | 0.33 | 5 | 0.13 | 2.58 | 0.010* |

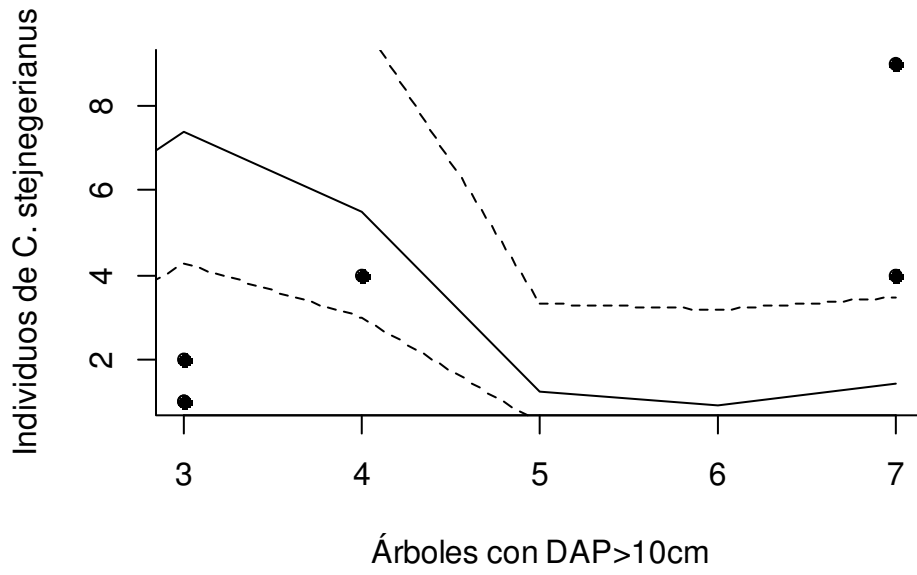


Figura 4. Modelo más parsimonioso para la cantidad de individuos de *C. stejnegerianus* y la cantidad de árboles con DAP > 10 cm. Línea de mejor ajuste (Línea continua), intervalos de confianza (Líneas punteadas).

El nivel de urgencia de una llamada predice la respuesta de una comunidad de aves neotropical

Josué Corrales-Moya

Coordinador: Luis Sandoval

Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica; josuecorrales@hotmail.com

Las llamadas andipredatorias en aves pueden transmitir información relacionada con el tipo de depredador o el nivel de urgencia de la interacción entre el depredador y la presa. Determiné mediante un experimento de playback la respuesta agresiva de una comunidad de aves neotropical ante señales de alarma y auxilio. Además, evalué si la cercanía filogenética con el emisor, influye en la respuesta de las especies que se encuentran cerca al momento de emitir una llamada. Reproduje estímulos con llamadas de alarma, llamadas de auxilio y un estímulo control sin ninguna llamada. Durante cada periodo de reproducción de un estímulo medí el tiempo en segundos de la primera vocalización, el tiempo en segundos de la primera aproximación en un radio de 5m desde el parlante y la distancia mínima en metros a la que un individuo se acercó al parlante. Identifiqué las especies y el número de individuos por especie que se acercaron en un radio de 5m desde el parlante. La comunidad estudiada responde más agresivamente ante señales de auxilio, posiblemente porque la señal codifica información sobre el nivel de urgencia de la interacción presa-depredador. Además, el mayor número de individuos que respondieron ante cualquiera de las llamadas, se encuentra en el mismo grupo filogenético que el emisor de la señal, lo que sugiere que especies emparentadas responderán más agresivamente ante una señal antidepredatoria.

Palabras clave: experimento de playback, vocalizaciones, comportamiento de colaboración, llamadas de auxilio, llamadas de alarma

La comunicación acústica es uno de los medios de transmisión de información más usados por muchas especies de vertebrados. En aves, la producción de vocalizaciones se puede dar bajo contextos variados, sin embargo usualmente está relacionada con la reproducción y la supervivencia del individuo emisor (Tanimoto *et al.* 2017). Las vocalizaciones pueden abarcar desde cantos largos en contextos relacionados con selección de pareja o territorialidad, hasta llamadas cortas en contextos relacionados con el forrajeo o la señalización de depredadores (Martin *et al.* 2011).

Las llamadas antidepredatorias se pueden catalogar como de alarma o de auxilio dependiendo del contexto en el cual está expuesto el emisor. Las llamadas de alarma son emitidas cuando el emisor detecta un potencial depredador, aunque no necesariamente exista contacto entre ambos (Crane *et al.* 2016). Las llamadas de auxilio son emitidas cuando el emisor es capturado por un depredador o cuando cae en una red de niebla (Kumar & Bhatt 2008). Indistintamente de la especie, la interpretación de ambos tipos de llamadas se vuelve crítica para los individuos que se encuentren cerca del emisor ya que permitiría conocer las características del depredador (ej. tamaño o ubicación) (Ilgic & Magrath 2014) o el nivel de urgencia de la interacción entre la presa y el depredador (Manser 2001).

Mi objetivo con este trabajo es evaluar la velocidad y cantidad de especies e individuos que responden ante la reproducción de llamadas de auxilio y alarma, en una comunidad de aves neotropicales. Cuando hay riesgo de depredación, emitir llamadas diferentes de acuerdo al nivel de urgencia traería beneficios para el emisor sólo si los receptores de la señal respondieran de manera diferente ante ambos estímulos (Suzuki

2011). Igualmente sería beneficioso para el receptor responder de manera adecuada en función del tipo de llamada que se recibe. Si ambos tipos de llamadas (alarma y auxilio) comunican diferentes niveles de urgencia, espero que la respuesta ante llamadas de auxilio y alarma sea diferente, siendo la respuesta ante las llamadas de auxilio más rápida. Si más bien la respuesta depende del estado motivacional y la experiencia previa del individuo receptor de la llamada, espero que la respuesta ante llamadas de auxilio y alarma sea similar.

Las llamadas usualmente comparten una estructura acústica similar entre grupos emparentados, lo que hace que este tipo de señales sean altamente conservadas en grupos filogenéticamente cercanos (Martin *et al.* 2011). Sin embargo, también se ha demostrado que algunas especies de aves son capaces de diferenciar llamadas de otras especies, las cuales no necesariamente están cercanamente emparentadas (Sandoval *et al.* 2013). Por esto, además evalué si la respuesta de las aves ante una llamada, está influenciada por la cercanía filogenética con respecto a la especie que emite las llamadas. Si la respuesta de las aves dependiera en mayor medida de la cercanía filogenética con el emisor, espero que aquellas especies más emparentadas con el emisor, sean las especies que más respondan ante las llamadas de este. Si más bien el aprendizaje previo es el factor más importante en la respuesta, esperaré que todas las especies que escuchen el mensaje respondan de manera similar ante llamadas de este tipo.

Materiales y métodos

Desarrollé la investigación entre los días 23 y 24 de enero del 2017 en la localidad de Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica (8°41'34.34" N, 83°29'59.74" O; 100 m s.n.m.). Mediante experimentos de playback, evalué la respuesta agresiva de la comunidad de aves ante la reproducción de llamadas de alarma y auxilio de *Arremonops conirrostris* (Emberizidae). Esta especie es abundante en el sitio, lo que garantiza que la comunidad de aves se encuentre habituada a las vocalizaciones de la misma. *Arremonops conirrostris* se encuentra asociada a pastizales y charrales (Stiles & Skutch 2007), por lo que desarrollé los experimentos al lado de un camino donde habían zonas abiertas y la especie habita naturalmente.

Diseño de los estímulos – Generé dos estímulos diferentes, uno utilizando llamadas de alarma y otro llamadas de auxilio de *A. conirrostris* (Fig. 1). Las llamadas fueron obtenidas de grabaciones previas utilizando una grabadora digital marca Marantz PMD661 (tasa de muestreo de 44.1 KHz, precisión de 24 bit, archivo de formato WAVE) y un micrófono direccional marca Sennheiser ME66/K6. Cada estímulo tenía una duración de dos minutos y contenía 11 series de siete elementos cada una. Para eliminar cualquier sonido fuera del rango de frecuencias de las vocalizaciones de *A. conirrostris*, filtré los sonidos generados entre 1 y 11 KHz para las llamadas de alerta y entre 1 y 7 Hz para las llamadas de auxilio utilizando el programa Adobe Audition 1.0, función de filtrado pasivo FFT. Además, para reproducir sonidos con la misma energía, normalicé ambos sonidos a -1 dB utilizando el mismo programa.

Los estímulos fueron reproducidos utilizando un parlante marca ANCHOR AN-Mini y un reproductor de archivos mp3 portátil marca Ipod Nano, Apple. Con el fin de reproducir los estímulos a un volumen similar, calibré el volumen del parlante a 80 dB a una distancia de 1m del parlante utilizando un sonómetro marca SperScientific mini sound meter 850014.

Diseño del experimento de playback – Llevé a cabo las sesiones de playbacks entre las 05:30 y 09:00 h, hora del día en que la mayor cantidad de aves del lugar se

encuentran activas. Reproduce los estímulos en puntos ubicados a lo largo del camino; cada punto separado del siguiente por 200 m lineales. Seleccioné cada punto bajo el criterio que cumpliera la distancia mencionada y que contara con una percha de al menos 1.5 m de altura desde el suelo donde pudiera colocar el parlante.

En cada punto, reproduce tres periodos de estímulos por 2 minutos: un estímulo de llamadas de alarma, otro de llamadas de auxilio y como control un tercer estímulo donde no reproduce ningún sonido. Con el fin de permitir que la comunidad de aves cercana al punto de reproducción del playback baje el nivel de alteración producto del estímulo, entre cada reproducción de un estímulo esperé un tiempo de recuperación de 3 minutos sin reproducir ningún sonido. Para evitar efecto de orden, aleatoricé el orden en que se reprodujeron los estímulos. Para medir la agresividad en la respuesta de la comunidad de aves, durante cada periodo de reproducción de un estímulo medí: (1) el tiempo en segundos de la primera vocalización, (2) el tiempo en segundos de la primera aproximación en un radio de 5m desde el parlante, (3) la distancia mínima en metros a la que cualquier individuo se acercó al parlante, (4) la cantidad de especies que se acercaron a 5 m o menos del parlante, y (5) el número de individuos por especie que se acercaron en un radio de 5m desde el parlante.

Análisis estadístico – Para consolidar las variables respuesta, apliqué un análisis de componentes principales sobre el tiempo de la primera vocalización, el tiempo de la primera aproximación, la distancia mínima a la que un individuo se acercó al parlante, el número de individuos y el número de especies que se acercaron al parlante. Sólo el primer componente principal tenía un eigen value superior a 1, sin embargo debido al valor del eigen vector del tiempo de la primera vocalización ($r= 0.19$) decidí excluirlo y realizar un segundo análisis de componentes principales con las otras cuatro variables respuesta. En el segundo análisis de componentes principales sólo el primer componente principal tiene un eigen value superior a 1. Este primer componente principal explicó el 78.2% de la varianza de las cuatro variables respuesta incluidas en el análisis. Cuando los valores del primer componente principal son altos, el tiempo de la primera aproximación disminuye ($r= -0.48$), la distancia mínima a la que un individuo se acercó al parlante disminuye ($r= -0.47$) y el número de individuos ($r= 0.52$) y el número de especies que se acercaron al parlante aumenta ($r= 0.53$). Renombré el primer componente principal como respuesta agresiva.

Para determinar si el tipo de estímulo afecta la respuesta agresiva, apliqué un modelo lineal de efectos mixtos. Utilicé el primer componente principal como variable respuesta, el tipo de estímulo como variable predictora con tres niveles (alarma, auxilio y control) y el punto donde se realizó cada experimento de playback como factor aleatorio. Además, apliqué otro modelo lineal idéntico al anterior, utilizando el tiempo de la primera vocalización como variable respuesta, para determinar si el tipo de estímulo afecta el tiempo de la primera vocalización.

Por último, para determinar si la respuesta de las aves ante un tipo de llamada, depende de la cercanía filogenética con el emisor, categoricé las especies que respondieron ante un estímulo en No Paseriformes (familias Accipitridae, Columbidae, Picidae, Ramphastidae y Trochillidae), Suboscines (familias Pipridae y Tyrannidae), Oscines de nueve primarias (familias Cardinalidae, Emberizidae, Fringillidae, Icteridae, Parulidae y Thraupidae y a las especies *Coereba flaveola* y *Saltator maximus*) y otros Oscines (familias Polioptilidae, Troglodytidae y Turdidae). Posteriormente, apliqué una prueba de Chi cuadrado de homogeneidad para determinar si el número de individuos de los grupos filogenéticos propuestos, responden de manera diferencial ante los estímulos.

Realicé todos los análisis estadísticos utilizando el programa JMP (version 7.0; SAS Institute, Cary, NC, USA)

Resultados

En total realicé 38 playbacks, en los cuales respondieron 32 especies de 18 familias (Cuadro 1). La respuesta agresiva es mayor cuando el estímulo reproducido es una llamada de auxilio ($F_{2, 74} = 11.15$, $p < 0.0001$; Fig. 2). El tiempo de la primera vocalización es menor cuando se reproduce cualquiera de los estímulos que incluyen algún tipo de llamada con respecto al control ($F_{2, 74} = 14.58$, $p < 0.0001$; Fig. 3). Además, el número de individuos del grupo Oscines de nueve primarias que reaccionaron ante cualquier estímulo reproducido, es mayor con respecto a los otros grupos propuestos ($\chi^2 = 325.56$, $g.l. = 6$, $p < 0.0001$; Fig. 4).

Discusión

Cuando una señal es emitida bajo un contexto antidepredatorio, la interpretación y respuesta por parte de los individuos receptores podría disminuir el riesgo de ser depredado (Magrath *et al.* 2015), por lo que responder apropiadamente traería beneficios al receptor. Con respecto a la estructura espectro-temporal de la señal, pequeñas variaciones en esas características de las llamadas, pueden codificar información relevante sobre las características del depredador (ej. tamaño del depredador) (Templeton *et al.* 2005) o sobre el nivel de urgencia de una interacción presa-depredador (Manser 2001). Mis resultados muestran que ante una señal emitida en un contexto de mayor urgencia (llamada de auxilio), la comunidad de aves reacciona más agresivamente ante el potencial peligro. Esto es congruente con otros estudios similares en aves donde se encontró que el sericornis de cejas blancas (*Sericornis frontalis*) y el carbonero cabecinegro (*Poecile atricapillus*) son capaces de identificar el nivel de peligro y emitir llamadas diferentes de acuerdo al tipo de riesgo (Magrath *et al.* 2015).

En aves, el comportamiento de colaboración entre intra- y heteroespecíficos ante un potencial depredador puede ser común cuando la presión por depredación es alta (Sandoval y Wilson 2012). Cuando en una comunidad se comparten depredadores similares, el comportamiento de colaboración produce beneficios si la información está codificada de manera que la mayor cantidad de individuos de varias especies la comprendan (Igic & Magrath 2014). Mis resultados sugieren una respuesta activa de cooperación ante un potencial peligro, ya que cuando reproduce una llamada antidepredatoria, el tiempo de vocalización es menor en comparación a la reproducción del estímulo control. Emitir una vocalización es de las primeras respuestas ante la recepción e interpretación de una llamada antidepredatoria (Crane *et al.* 2016), situación congruente con mis resultados en los que encontré que las aves vocalizan en menor tiempo al reproducir una llamada de alarma o auxilio.

Las llamadas de especies emparentadas contienen características espectro temporales similares entre ellas (Martin *et al.* 2011). En la comunidad de aves estudiada, la mayor cantidad de individuos que respondieron pertenecen a especies del grupo de los Oscines de nueve primarias. En este grupo también se encuentra la especie emisora de las llamadas que utilicé. Esto sugiere que especies cercanas filogenéticamente, son capaces de interpretar y responder ante vocalizaciones de especies emparentadas más frecuentemente que aquellas no emparentadas. La respuesta de especies emparentadas puede deberse a que las llamadas son muy similares entre especies (Marler 2004), generando respuestas en individuos que posiblemente interpretan las llamadas como de

individuos de su misma especie. Aún así, evidenció respuesta por parte de individuos pertenecientes a otros grupos filogenéticos. Esto también sugiere un componente de aprendizaje de las llamadas de las especies que coexisten en un sitio (Magrath *et al.* 2015). *Arremonops conirostris* es una especie común en el sitio de estudio. La comunidad de aves está expuesta constantemente ante llamadas de esta especie, por lo que es probable que algunas especies reconocen el contexto en el cual se emiten llamadas de este tipo y por ende respondan ante el estímulo. Las aves de un sitio probablemente comparten depredadores, por lo que responder ante una llamada antidepredatoria de otra especie (indistintamente de su parentesco filogenético), brindará beneficios a quien logre interpretar la señal y evite ser depredado (Igic & Magrath 2014).

En conclusión, diferentes tipos de llamadas pueden transmitir información relacionada a la urgencia de una situación. Aunque tanto en llamadas de alarma como de auxilio obtuve respuesta, la comunidad de aves reaccionó más agresivamente a llamadas de auxilio, las cuales usualmente se emiten en un contexto más urgente. Es posible que la respuesta también esté siendo influenciada por un componente filogenético con respecto a la especie emisora, sin embargo estudios específicos son necesarios para confirmar esta situación.

Agradecimientos

Deseo agradecer a todos mis compañeros del curso Biología de Campo por su ayuda en la toma de datos, a Luis Sandoval por su orientación en el desarrollo del proyecto y manejo de datos y a Eduardo Chacón por sus comentarios para mejorar el contenido de este trabajo.

Bibliografía

- Blumstein, D. T. & K. B. Armitage. 1997. Alarma calling in yellow-bellied marmots: I. The meaning of situationally variable alarm calls. *Animal Behaviour* 53: 143-171.
- Crane, J. M. S., J. L. Savage & A. F. Russell. 2016. Diversity and function of vocalisations in the cooperatively breeding Chestnut-crowned Babbler. *Emu* 116: 241-253.
- Igic, B. & R. D. Magrath. 2014. A songbird mimics different heterospecific alarm calls in response to different types of threat. *Behavioral Ecology* 25: 538-548.
- Kumar Sethi, V. & D. Bhatt. 2008. Call repertoire of an endemic avian species, the indian chat *Cercomela fusca*. *Current Science* 94: 1173-1179.
- Magrath, R. D., T. M. Haff, P. M. Fallow & A. N. Radford. 2015. Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. *Biological Reviews* 90: 560-586.
- Manser, M. B. 2001. The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. *Proceedings of The Royal Society of London* 268: 2315-2124.
- Marler, P. 2004. Bird calls: a cornucopia for communication, pp 132 - 177 *In*: Marler, P. & H. Slabbekoorn, eds. *Nature's Music. The Science of Birdsong*. El Sevier Academic Press, California, EE.UU.
- Martin, J. P., S. M. Doucet, R. C. Know & D. J. Mennill. 2011. Body size correlates negatively with the frequency of distress calls and songs of neotropical birds. *Journal of Field Ornithology* 82: 259-268.

- Sandoval, L. & D. R. Wilson. 2012. Local predation pressure predicts the strength of mobbing responses in tropical birds. *Current Zoology* 58: 781-790.
- Sandoval, L., C. Méndez & D. J. Mennill. 2013. Different vocal signals, but not prior experience, influence heterospecific from conspecific discrimination. *Animal Behaviour* 85: 907-915.
- Stiles, G. & A. F. Skutch. 2007. *Guía de aves de Costa Rica, cuarta edición*. Editorial INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Suzuki, T. N. 2011. Parental alarm calls warn nestlings about different predatory threats. *Current Biology* 21: 15-16.
- Tanimoto, M. A., P. J. Hart, A. A. Pack, R. Switzer, P. C. Banko, D. L. Ball, E. Sebastián-González, L. Komarczyk & M. H. Warrington. 2017. Changes in vocal repertoire of the hawaiian crow, *Corvus hawaiiensis*, from past wild to current captive populations. *Animal Behaviour* 123: 427-432.
- Templeton, C. N., E. Greene & K. Davis. 2005. Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. *Science* 308: 1934-1937.
- Warkentin, K. J., A. T. Keeley, & J. F. Hare. 2001. Repetitive calls of juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) communicate response urgency. *Canadian Journal of Zoology* 79: 569-573.

Cuadros y Figuras

Cuadro 1. Lista de las especies por grupo taxonómico y familia vistas o escuchadas durante el experimento.

| Grupo | Familias | Especies |
|------------------------|----------------|------------------------------------|
| No Paseriformes | Accipitridae | <i>Rupornis magnirostris</i> |
| No Paseriformes | Columbidae | <i>Columbina talpacoti</i> |
| No Paseriformes | Picidae | <i>Dryocopus lineatus</i> |
| No Paseriformes | Picidae | <i>Melanerpes rubricapilus</i> |
| No Paseriformes | Rallidae | <i>Aramides cajanea</i> |
| No Paseriformes | Ramphastidae | <i>Ramphastos ambiguus</i> |
| No Paseriformes | Trochillidae | <i>Amazilia tzacatl</i> |
| Suboscines | Pipridae | <i>Manacus aurantiacus</i> |
| Suboscines | Tyrannidae | <i>Atyla spadiceus</i> |
| Suboscines | Tyrannidae | <i>Megarinchus pitangua</i> |
| Suboscines | Tyrannidae | <i>Myiozetetes granadensis</i> |
| Suboscines | Tyrannidae | <i>Myiozetetes similis</i> |
| Suboscines | Tyrannidae | <i>Tyrannus melancholicus</i> |
| Oscines de 9 primarias | Cardinalidae | <i>Piranga rubra</i> |
| Oscines de 9 primarias | Emberizidae | <i>Arremonops conirostris</i> |
| Oscines de 9 primarias | Fringillidae | <i>Euphonia luteiucapilla</i> |
| Oscines de 9 primarias | Icteridae | <i>Icterus galbula</i> |
| Oscines de 9 primarias | Icteridae | <i>Quiscalus mexicanus</i> |
| Oscines de 9 primarias | Insertae sedis | <i>Coereba flaveola</i> |
| Oscines de 9 primarias | Insertae sedis | <i>Saltator maximus</i> |
| Oscines de 9 primarias | Parulidae | <i>Setophaga pensilvanica</i> |
| Oscines de 9 primarias | Thraupidae | <i>Cyanerpes cyaneus</i> |
| Oscines de 9 primarias | Thraupidae | <i>Oryzoborus funereus</i> |
| Oscines de 9 primarias | Thraupidae | <i>Ramphocelus costarricensis</i> |
| Oscines de 9 primarias | Thraupidae | <i>Sporophila corvina</i> |
| Oscines de 9 primarias | Thraupidae | <i>Tangara larvata</i> |
| Oscines de 9 primarias | Thraupidae | <i>Thraupis episcopus</i> |
| Otros oscines | Poliophtidae | <i>Poliophtyla plumbea</i> |
| Otros oscines | Troglodytidae | <i>Canthorchilus elutus</i> |
| Otros oscines | Troglodytidae | <i>Pheugopedius faciatoventris</i> |
| Otros oscines | Troglodytidae | <i>Troglodytes aedon</i> |
| Otros oscines | Turdidae | <i>Turdus grayi</i> |

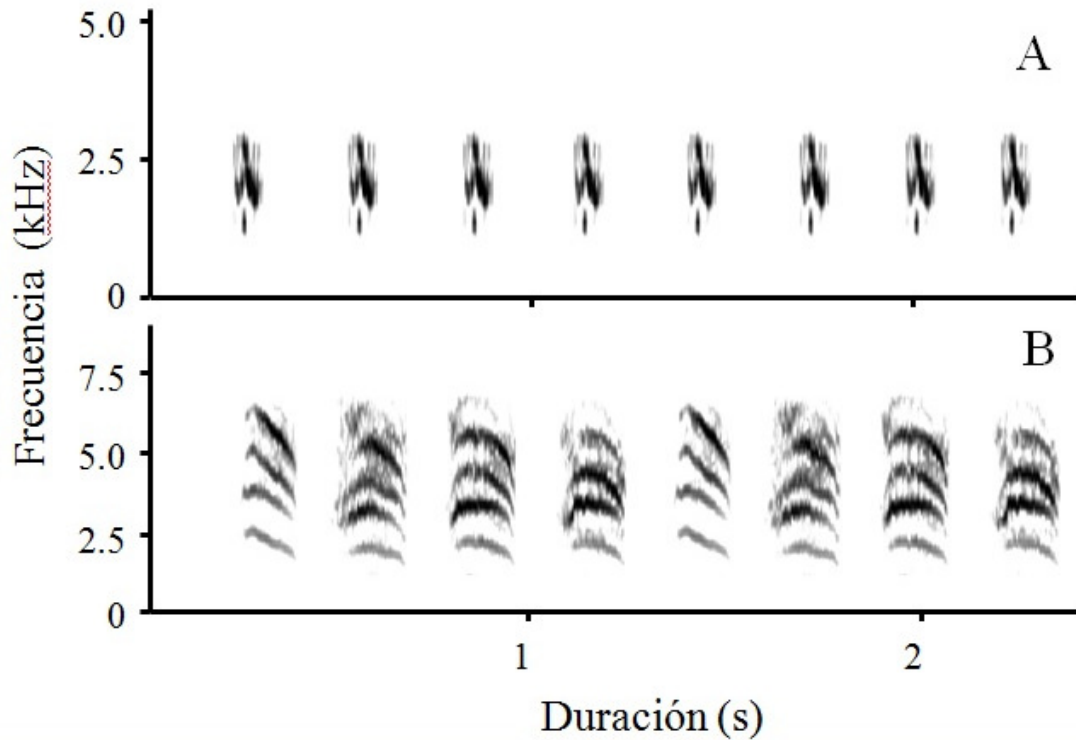


Figura 1. Sonogramas de los estímulos con llamadas de alarma y auxilio de *Arremonops conirostris* utilizados durante el experimento de playback. A. Llamadas de alarma. B. Llamadas de auxilio.

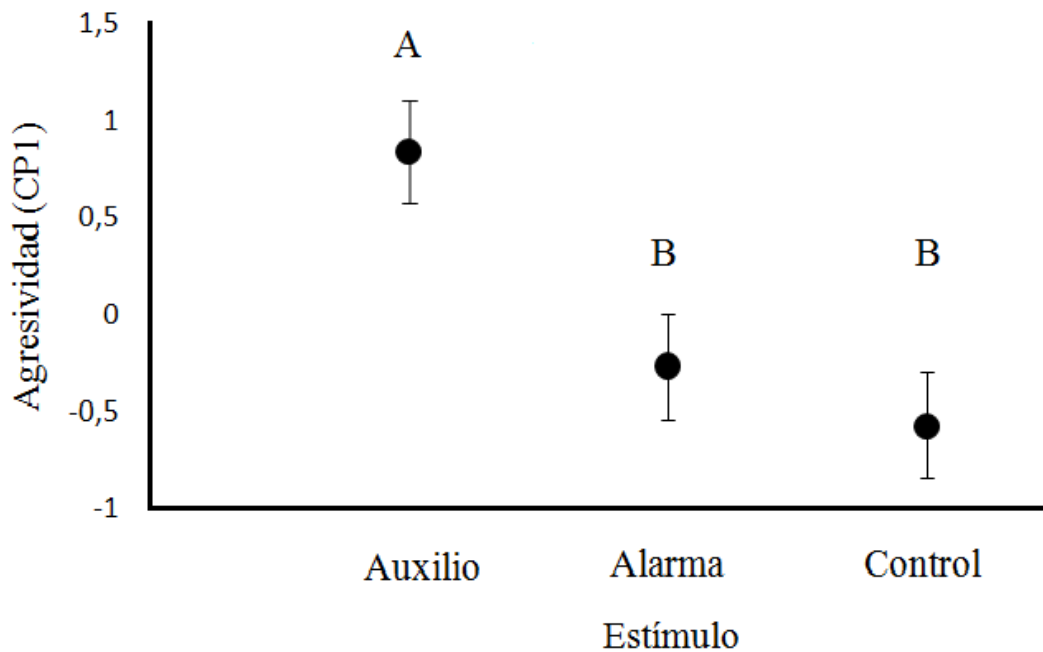


Figura 2. Promedio (\pm EE) del componente principal 1 (Agresividad) ante la reproducción de estímulos con llamadas de auxilio, alarma y un control sin estímulos. Las llamadas de auxilio tienen una respuesta agresiva mayor a las llamadas de alarma y control (letras diferentes representan grupos estadísticamente diferentes según una Prueba Tukey).

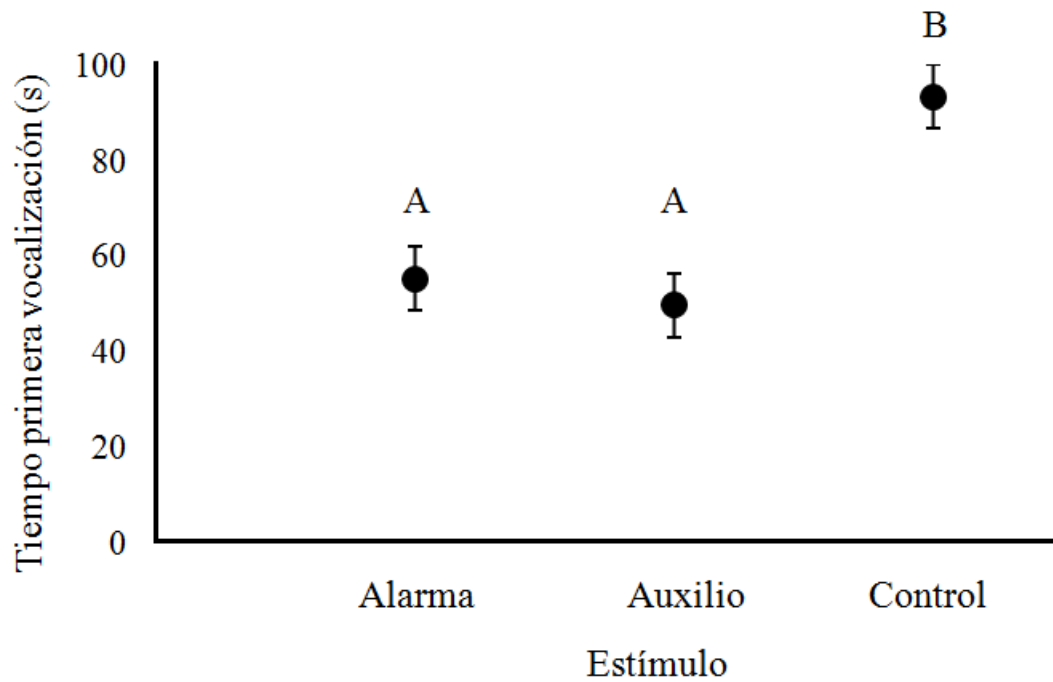


Figura 3. Promedio (\pm EE) del tiempo de la primera vocalización (s) desde el momento en que se reprodujo un estímulo, según el tipo de estímulo reproducido. Las llamadas de alarma y auxilio tienen un tiempo de la primera vocalización menor que el control (letras diferentes representan grupos estadísticamente diferentes según una Prueba Tukey).

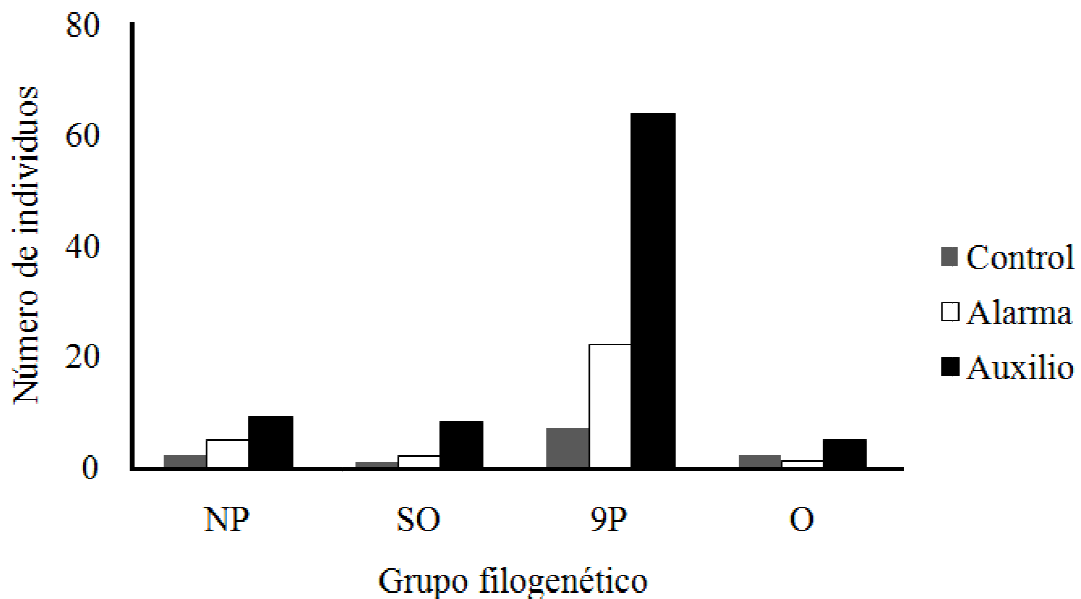


Figura 4. Número de individuos por grupo filogenético que respondieron ante la reproducción de llamadas de alarma, auxilio y grupo control (NP= No Paseriformes, SO= suboscines, 9P= oscines de nueve primarias, O= otros oscines).

Éxito de forrajeo y su relación con la actividad de expulsión de basura de la hormiga *Atta colombica* (Hymenoptera: Formicidae)

Andrés Duarte-Conrad

Coordinador: Daniel Briceño

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; anduco91@gmail.com

Las hormigas del género *Atta* forrajean por materia vegetal para producir un hongo mutualista que utilizan como alimento. Sin embargo, vivir en eusocialidad puede traer riesgos de higiene que afecten el cultivo. Para esto realizan la labor de expulsar los residuos, y en la especie *A. colombica* el basurero se encuentra fuera del nido. En este estudio se observó la actividad del forrajeo y de expulsión de basura a lo largo del día y se evaluó si la cantidad de basura que es expulsada está relacionada a la cantidad de material vegetal que ingresa al nido. Las actividades se midieron contando la cantidad de individuos que llevaban material al nido y las que transportaban basura fuera de este en varias réplicas de dos minutos realizadas en tres períodos del día (mañana, tarde y noche). Se obtuvo un mayor éxito de forrajeo en las horas de la noche, lo cual podría deberse a factores ambientales como la incidencia de luz en el suelo o a la fisiología de las plantas de las que extraen el material. La cantidad total de hormigas que ingresaron con material y la cantidad total de hormigas que expulsó basura en un día depende del nido probablemente debido a diferencias en el éxito de forrajeo de las colonias a través del tiempo.

Palabras clave: Material vegetal, periodo del día, factores ambientales, época seca, flores efímeras.

El género *Atta* está compuesto por hormigas que se han considerado por muchos como los invertebrados dominantes en ecosistemas de bosques tropicales de tierras bajas (Wirth *et al.* 1997). Anteriormente se ha estudiado mucho la actividad de forrajeo, determinando que puede variar entre especies e incluso dentro de una misma especie (Herz *et al.* 2007a). El material vegetal que adquieren lo utilizan para producir cultivos de un hongo mutualista (*Leucoprinus gongylophorus*, Basidiomycetes) del cual se alimentan (Estrada *et al.* 2014). Al vivir en un sistema eusocial, el contacto entre individuos es muy constante, y facilita la transmisión de patógenos que pueden perjudicar el cultivo (Bot *et al.* 2001; Folgarait *et al.* 2011). En algunas ocasiones, si estos patógenos no son tratados con efectividad pueden llegar a destruir una colonia (Currie *et al.* 1999). Para controlarlo, estas hormigas han desarrollado un sistema muy especializado de estructura del nido y división de labores que permite aislar y expulsar del nido de manera efectiva todo material que podría contener patógenos (Hart & Ratnieks 2002). Por lo general, las especies del género *Atta* forman una o varias cámaras subterráneas para depositar la basura, pero en la especie *A. colombica* la basura es colocada fuera del nido a una distancia precavida, y donde los cúmulos de basura caigan por un acantilado o sean llevados por la corriente de un cuerpo de agua en movimiento (Haines 1978).

Muchos investigadores realizan estudios de actividad contando la cantidad de hormigas que ingresan con hojas (Herz *et al.* 2007a), y otros analizan la cantidad de hormigas que se dedican a actividades en el basurero (Wirth *et al.* 1997). Sin embargo, no se han realizado análisis acerca de lo que ocurre en la actividad de expulsión de basura en momentos muy exitosos y poco exitosos en el forrajeo. También, se ha discutido mucho que en las colonias de diferentes sitios puede haber una variación entre los momentos en que suelen forrajear en el día. Por esto, el objetivo de este trabajo es determinar en qué periodo del día la actividad es mayor para ambas labores y analizar si

la cantidad de basura que es expulsada depende directamente de la cantidad de hojas que ingresan al nido. Se espera que en momentos en que ingresa mucho material vegetal se expulse mucha basura para hacer espacio al nuevo material.

Materiales y métodos

El experimento se realizó en Rincón de Osa, Puntarenas, los días 22, 23 y 24 de enero del 2017, lo cual corresponde a la época seca en la zona que puede durar hasta 5 meses con una temperatura promedio anual entre 24°C y 27°C (Vílchez & Rocha 2004). La especie *A. colombica* está distribuida desde América Central hasta el norte de Suramérica (Herz *et al.* 2007b) y es una especie muy polífaga puesto que consume varias partes de las plantas (Wirth *et al.* 1997). Cada día se trabajó con un nido diferente de *A. colombica* y se numeraron de manera consecutiva. En la entrada del camino en que las obreras salen a forrajear se ubicó una línea de meta, donde se contabilizó la cantidad de hormigas que salen a forrajear y las que ingresan al nido con material vegetal, con lo cual se determinó la tasa de salida y la de forrajeo exitoso respectivamente. De igual manera, se ubicó una línea de meta en el camino que lleva hacia el basurero de la colonia, para posteriormente contabilizar el número de hormigas que pasaban con cúmulos de basura y así determinar la tasa de expulsión de basura. Los conteos se realizaron en tres periodos del día (mañana, tarde y noche), los cuales iniciaron a las 8:30 a.m., 12 m.d. y 5 p.m. Durante 2 min se contabilizó de manera simultánea las hormigas que cruzaban la línea de meta respectiva. En cada periodo del día se realizaron 6 réplicas de conteos distanciadas por 13 min. Para el nido número 3 no se realizaron los conteos en el periodo de la noche.

Como análisis estadístico se utilizó el programa estadístico JMP para realizar un modelo lineal mixto con el periodo del día como variable independiente y la tasa de salida al forrajeo como variable dependiente. El número de nido se utilizó como variable aleatoria. El mismo análisis se utilizó para examinar la tasa de forrajeo exitoso y la tasa de expulsión de basura. Para evaluar cuál de los tres periodos diferían entre sí, se usó la Diferencia Mínima Significativa como prueba *a posteriori*. Para determinar si la tasa de expulsión aumenta inmediatamente con un aumento en la cantidad de material vegetal que ingresa al nido se realizó una correlación de Spearman para cada nido utilizando el programa estadístico R. Finalmente, se realizó un chi cuadrado de independencia para determinar si la cantidad total de hormigas que expulsan cúmulos de basura en un día y la cantidad de material de origen vegetal que ingresa depende del nido.

Resultados

La tasa de individuos que salen a realizar forrajeo difiere en los diferentes momentos del día ($F=4.82$, $gl=2/42$, $p=0.013$, Fig. 1), la cual fue menor en la tarde que en la mañana (DMS=-17.64, $p=0.006$) y que en la noche (DMS=14.99, $p=0.035$), mientras que en la mañana y en la noche no hubo diferencias (DMS=-2.65, $p=0.713$). Por su parte, la tasa de forrajeo exitosa también varió según el periodo ($F=23.31$, $gl=2/42$, $p<0.001$, Fig. 2), siendo mayor en la noche que en la mañana (DMS=42.68, $p<0.001$) y que en la tarde (DMS=47.08, $p<0.001$), pero no varió durante la mañana y la tarde (DMS=-4.41, $p=0.498$). También hubo diferencias en el basurero ($F=4.93$, $gl=2/42$, $p=0.012$, Fig. 3), puesto que la tasa de expulsión fue menor en la mañana que en la tarde (DMS=9.47, $p=0.008$) y que en la noche (DMS=8.92, $p=0.032$), pero manteniéndose con actividad bastante constante en la tarde y noche (DMS= -5.50, $p=0.888$). La cantidad de hormigas que salen con basura del nido no varía según la cantidad de hormigas que ingresan con hojas en el nido 1 ($r_s=-0.146$, $n=18$, $p=0.590$, Fig.4) ni en el nido 3 ($r_s=-0.400$, $n=14$,

$p=0.197$, Fig. 6). Sin embargo, en el nido 2, la cantidad de basura si incrementa cuando ingresan más hojas ($r_s=0.559$, $n=18$, $p=0.015$, Fig.5). La predominancia de la actividad de hormigas que acarrear material vegetal al nido sobre la cantidad de hormigas que expulsaron basura dependió el nido ($\chi^2=299$, $gl=2$, $p<0.001$, Fig. 7). En el nido 1 hubo una tasa de forrajeo mayor que la de expulsión, pero en los otros dos nidos ocurrió lo contrario.

Discusión

En la totalidad de nidos se puede observar una predominancia en el éxito de forrajeo según el periodo del día (Fig. 2). Las hormigas que forrajean lograron obtener mayor cantidad de material en horas de la noche. Según Rockwood (1975), la época seca afecta de manera importante el periodo en el cual forrajean las hormigas del género *Atta*. Estima que un factor importante que incrementa en esta época es la incidencia de la luz solar en el suelo, debido a que las hojas de árboles y arbustos se caen y a que las horas de luz incrementan (Janzen 1970). Esto puede provocar que se calienten significativamente los trillos por donde pasan, con lo que se ha observado que las hormigas incluso llegan a soltar el material vegetal para poder huir rápido del sol (Rockwood 1975). Debido a este comportamiento, la efectividad de transporte de las hojas al nido puede verse afectado negativamente. A pesar de que las hormigas salen del nido a forrajear en cantidades muy similares en la mañana y en la noche (Fig.1), probablemente la incidencia de la luz podría reducir la efectividad para poder transportar el material al nido en la mañana. También podría afectar el tamaño del material vegetal que lleven, debido a que hojas grandes provocan que las hormigas caminen más lento (Burd 1996) y podría haber provocado que pasaran menos a través de la línea de meta si el material difiere en tamaño en la mañana, tarde y noche.

Otros factores podrían afectar la cantidad de hormigas forrajeando con éxito, como lo es el caso de la fenología de las plantas y factores fisiológicos, donde las hojas presentan un mayor nivel de energía con ciertas características ambientales (Wirth *et al.* 1997). Se ha demostrado que en la época seca, uno de los recursos más abundantes para las hormigas pueden ser flores y frutos caídos (Foster 1982), los cuales además tienen mayor contenido energético que puede ser aprovechado por el hongo. Además, la cantidad de material que se puede encontrar en el suelo suele ser mayor en la época seca, y las hormigas aprovechan más los recursos en estos sitios para ahorrar la energía y el tiempo de subir árboles (Wirth *et al.* 1997). Hay plantas que presentan flores efímeras, las cuales se abren por menos de un día para luego botar sus pétalos (Bieleski & Reid 1992). Tal es el caso de *Heterotis rotundifolia*, la cual es una hierba muy abundante en algunos sitios de la zona. Las hormigas podrían haber aprovechado este recurso, el cual sólo se presenta en las horas de la tarde luego de que las flores boten sus pétalos.

Contrario a lo que ocurre en el estudio de Hart & Ratnieks (2002), la actividad en el basurero no es constante a través del día, sino que tiene poca actividad en horas de la mañana y luego se mantiene constante (Fig. 3). Al estar descubierto el basurero, podría ocurrir el mismo fenómeno de intolerancia a una fuerte incidencia del sol (Rockwood 1975). Sin embargo, esto no explicaría el hecho de que al mediodía haya bastante actividad. Podría ocurrir que en las horas de la mañana el sol si incida sobre el basurero, pero al mediodía y en la tarde la cobertura del dosel lo proteja y permita una mayor actividad. En otros estudios se discute que las hormigas tienden a tener actividades más nocturnas para evitar a los parásitos de la familia Phoridae que son diurnos (Orr 1992). Sin embargo, esto no va acorde con estos resultados, puesto que la actividad de salir a forrajear si ocurre bastante en la mañana.

Con respecto a la correlación entre la tasa de forrajeo exitoso y la tasa de expulsión, se obtuvieron situaciones diferentes. En dos nidos la tasa de expulsión no varió conforme ingresaran más hojas (Figs. 4 y 6). Sólo en el nido 2 si hubo un incremento en la tasa de expulsión cuando ingresaban más hormigas con material vegetal (Fig. 5). Estos resultados indican que las hormigas no necesariamente requieren retirar basura para dar espacio proporcional al material nuevo que ingresa.

La predominancia de la actividad de las hormigas que ingresaron al nido con material vegetal sobre la cantidad de hormigas que expulsaron cúmulos de basura depende del nido (Fig. 7). Se debe de tomar en cuenta que el proceso de maduración del hongo mutualista puede tomar hasta siete semanas en algunas ocasiones (Mueller 2002), por lo que es posible que los días anteriores el forrajeo pudo no haber sido igualmente exitoso que el día en que se tomaron las muestras. Además, Hart & Ratnieks (2002) establecieron que la cantidad de cúmulos de basura expulsados en un día es mucho mayor a la cantidad de hojas que ingresan, debido a que los cúmulos de basura pesan mucho menos. Por lo tanto, por cada hoja que ingresa al nido debería de salir en mayor proporción los cúmulos de basura. Esto indica que el éxito de cada nido probablemente fue muy diferente en los días en que se realizó el muestreo con respecto a los días anteriores, y que no necesariamente hay colonias que siempre son proporcionalmente más exitosas que otras a lo largo de todo el año. Parece ser que la colonia 1 fue poco exitosa en días anteriores con respecto al día del muestreo, pero que al contrario, la colonia 3 fue proporcionalmente más exitosa.

A pesar de que el estudio se realizó en la época seca, los factores ambientales pudieron haber variado mucho en los días anteriores, incluyendo lluvias. Durante la lluvia la actividad de salida al forrajeo puede disminuir, las hormigas pueden llegar a soltar las hojas e incluso puede haber muerte de muchas obreras (Wirth *et al.* 1997). Esto provocaría que el poco material que colectaran en días anteriores, luego del ciclo que cumple el hongo mutualista, produzca una cantidad de basura menor que lo que se pueda estimar con la cantidad de material vegetal colectado el día del muestreo. Además, la fenología y fisiología de las plantas de las que obtienen el material vegetal también podría provocar una fuerte influencia en estos resultados. Algunas plantas podrían favorecer a ciertos nidos cercanos dependiendo de la época en que proveen mayor recurso para las hormigas (Wirth *et al.* 1997). Por esta razón, el recurso de la colonia 3 pudo haber decrecido, puesto que las plantas que utilizan podrían verse afectadas por la sequía o reducirse considerablemente por el mismo consumo de las hormigas.

Como conclusión, en la especie *A. colombica* la tasa de forrajeo exitosa incrementa en la noche, probablemente debido a la cantidad de incidencia de luz en el día y a factores fisiológicos de las plantas de las cuales extraen el material. La actividad en el basurero también pudo haber decrecido en la mañana debido a la incidencia de la luz. Parece que las hormigas no dependen de remover una cantidad proporcional de basura con respecto al material vegetal que ingresa, lo cual podría indicar que las cámaras donde se cultiva el hongo no se mantienen hasta el tope de su capacidad de carga.

Agradecimientos

Se le agradece al profesor Daniel Briceño por la ayuda en el planteamiento del proyecto, a Luis Sandoval, Eduardo Chacón y a Federico Bolaños por sus importantes aportes en el análisis de datos y a todos los compañeros que ayudaron a colectar los datos en el campo.

Bibliografía

- Bieleski, R. L. & M. S. Reid. 1992. Physiological changes accompanying senescence in the ephemeral daylily flower. *Plant Physiology* 98:1042-1049.
- Bot, A. N., C. R. Currie, A. G. Hart, & J. J. Boomsma. 2001. Waste management in leaf-cutting ants. *Ethology, Ecology and Evolution* 13:225-237.
- Burd, M. 1996. Foraging performance by *Atta colombica*, a leaf-cutting ant. *American Naturalist* 148:597-612.
- Currie, C. R., U. G. Mueller, & D. Malloch. 1999. The agricultural pathology of ant fungus gardens. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96:7998-8002.
- Estrada, C., E. Rojas, W. T. Wcislo. 2014. Fungal endophyte effects on leaf chemistry alter the in vitro growth rates of leaf cutting ants fungal mutualist, *Leucocoprinus gongylophoruus*. *Fungal Ecology* 8:37-45.
- Folgarait, P. J., J. A. Marfetán, & M. J. Cafaro. 2011. Growth and conidiation response of *Escovopsis weberi* (Acomycota: Hypocreales) against the fungal cultivar of *Acromyrmex lundii* (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology* 40:342-349.
- Foster, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. pp. 151-172 in Leigh E. G. Jr, Rand, A. S. & Windsor, D. M. (eds). *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Losing-Changes*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Haines, B. L. 1978. Element and energy flows through colonies of leaf cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica* 10:270-277.
- Hart, A. G. & F. Ratnieks. 2002. Waste management in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Behavioral Ecology* 13:224-231.
- Herz, H., W. Beyschlag, & B. Holldobler. 2007a. Assessing herbivory rates of leaf-cutting ant (*Atta colombica*) colonies through short-term refuse deposition counts. *Biotropica* 39:476-481.
- Herz, H., W. Beyschlag, & B. Holldobler. 2007b. Herbivory rate of leaf-cutting ants in a tropical moist forest in Panama at the population and ecosystem scales. *Biotropica* 39:482-488.
- Janzen, D. H. 1970. *Jacquinia pungens*, a Heliophile from the understory of tropical deciduous forest. *Biotropica* 2:249-275.
- Mueller, U. G. 2002. Ant versus fungus versus mutualism: ant-cultivar conflict and the deconstruction of the attine ant-fungus symbiosis. *American Naturalist* 160: 67-98.
- 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.
- Rockwood, L. L. 1975. The effects of seasonality on foraging in two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in Guanacaste province. *Biotropica* 7:176-193.
- Vílchez, B. & O. Rocha. 2004. Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 1:1-14.

Wirth, R., W. Beyschlag, R. J. Ryel, & B. Holldobler. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 13:741-757.

Figuras

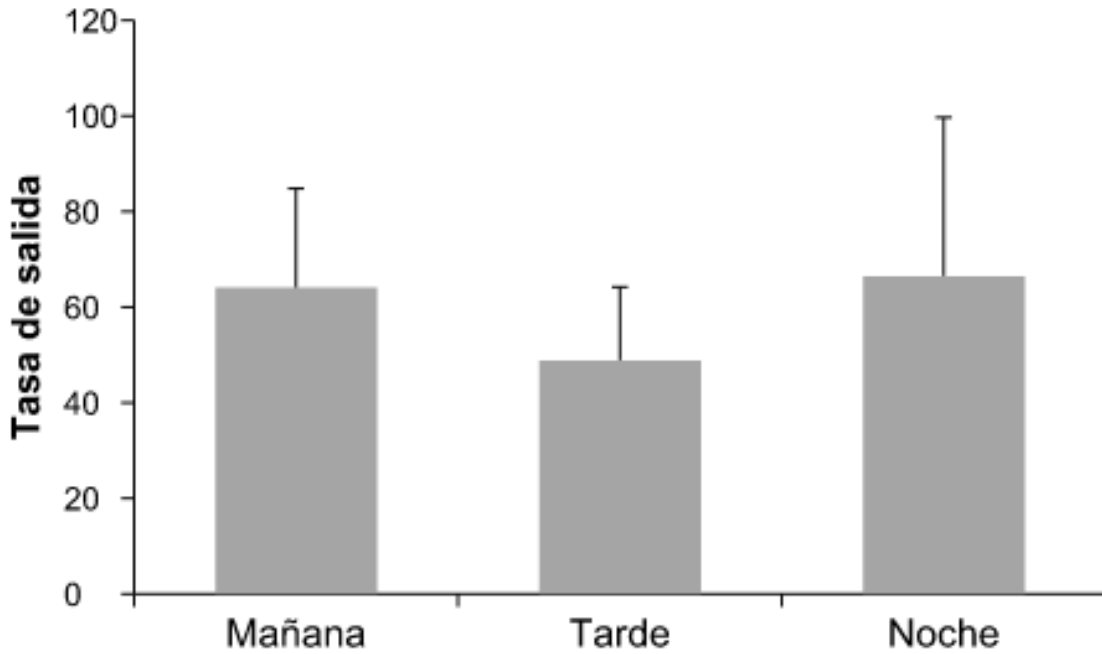


Figura 1. Promedio con su respectiva desviación estándar de la tasa de hormigas *Atta colombica* que salen del nido a forrajear en los tres periodos del día.

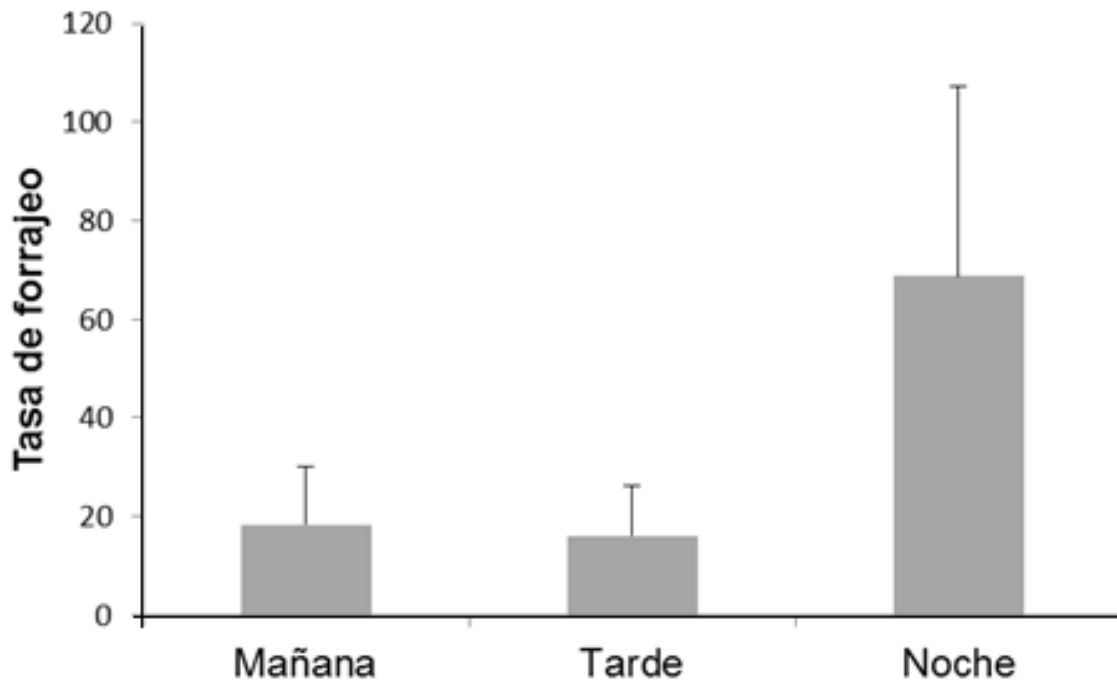


Figura 2. Promedio con su respectiva desviación estándar de la tasa de hormigas *Atta colombica* que ingresan con material vegetal al nido en los tres periodos del día.

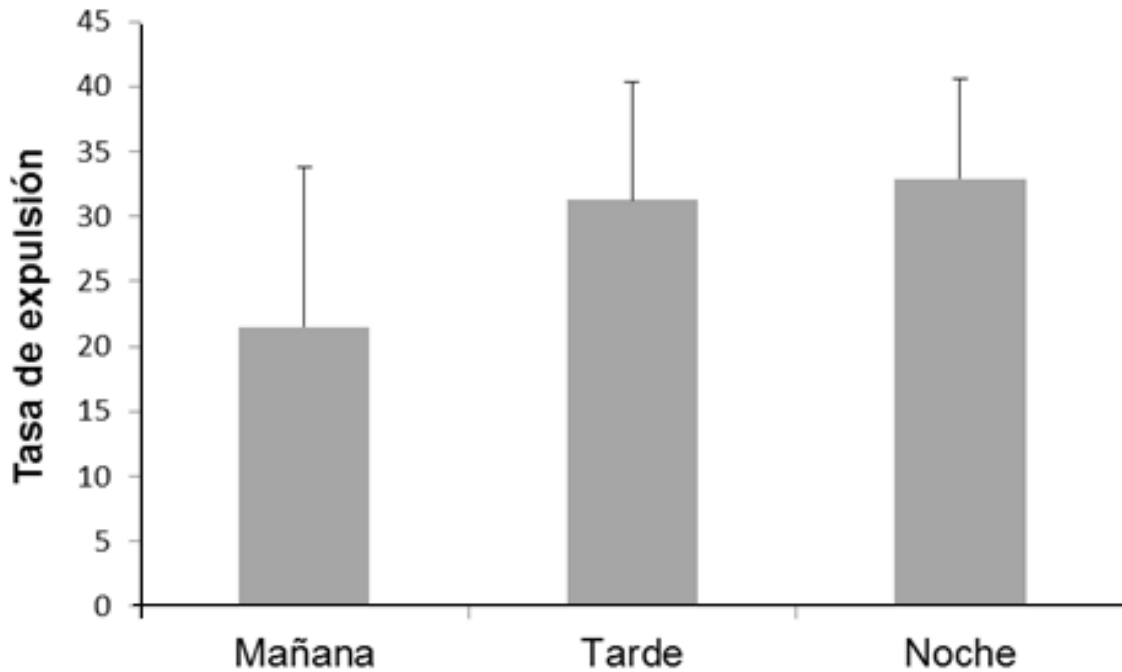


Figura 3. Promedio con su respectiva desviación estándar de la tasa de la hormiga *Atta colombica* que salen con basura del nido en los tres periodos del día.

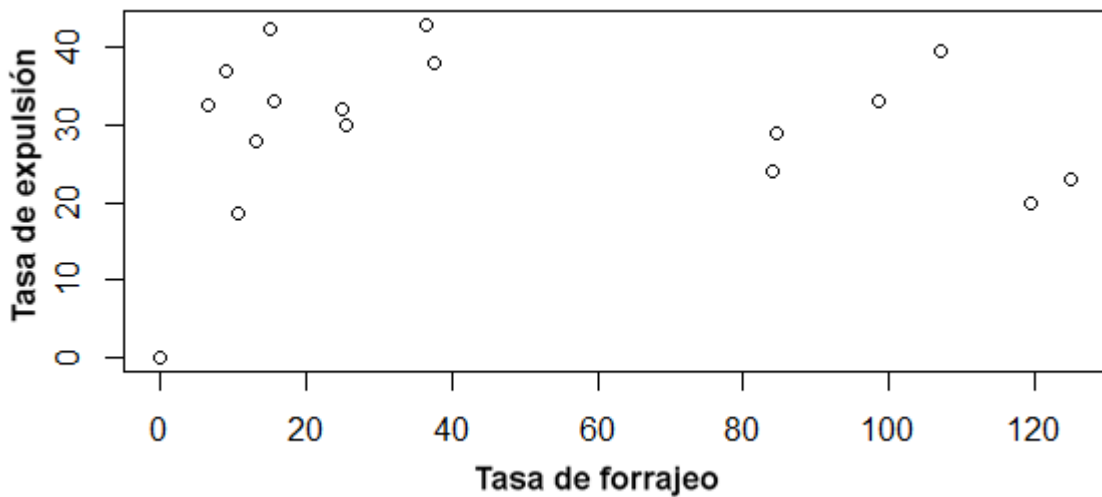


Figura 4. Gráfico de dispersión de la tasa de forrajeo exitoso y la tasa de expulsión de basura en el nido en cada réplica realizada en el nido 1.

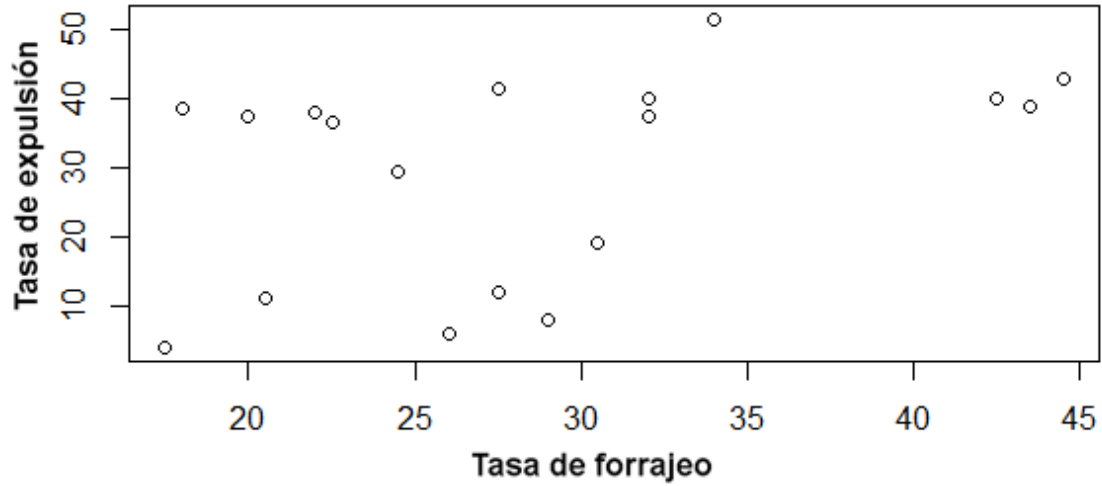


Figura 5. Gráfico de dispersión de la tasa de forrajeo exitoso y la tasa de expulsión de basura en el nido en cada réplica realizada en el nido 2.

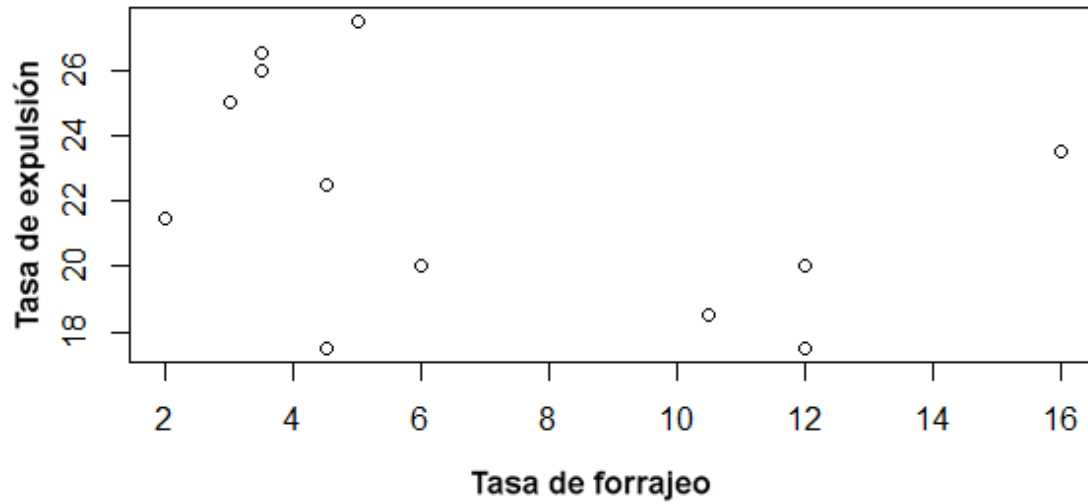


Figura 6. Gráfico de dispersión de la tasa de forrajeo exitoso y la tasa de expulsión de basura en el nido en cada réplica realizada en el nido 3.

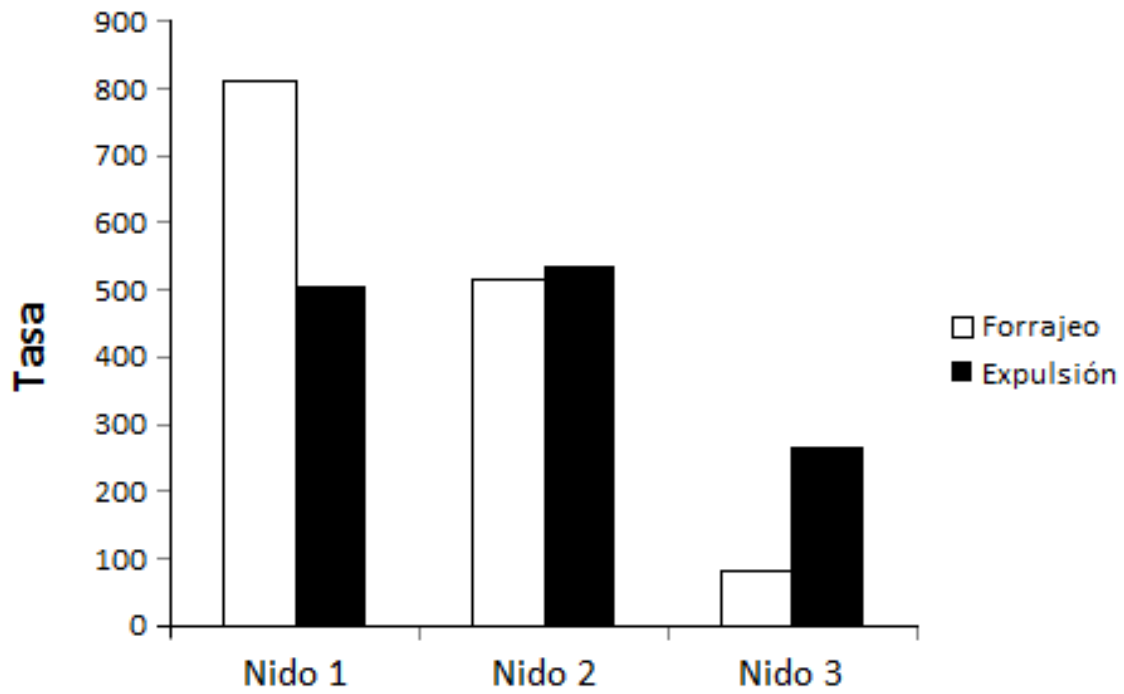


Figura 7. Tasa de hormigas que ingresan al nido con material vegetal (forrajeo) y tasa de hormigas que expulsan material vegetal (expulsión) en cada nido por día.

Árboles tropicales que comparten hábitat convergen en caracteres funcionales

Fernanda Francis-Cartín

Coordinador: Eduardo Chacón Madrigal

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

La coocurrencia de especies en un ambiente se relaciona con que estas presenten ciertos rasgos funcionales que las hacen competitivas en esos ambientes. Se ha llegado a encontrar convergencia en caracteres funcionales en especies diferentes que comparten el mismo ambiente, principalmente en animales; pero son escasos los estudios de esta índole en organismos vegetales. El presente trabajo tiene como objetivo evaluar si existe convergencia, en caracteres morfológicos funcionales, en especies arbóreas que comparten el mismo ambiente. Se presenta la hipótesis de que el tipo de ambiente influye en los caracteres morfológicos funcionales de especies arbóreas de familias distintas. Se tomaron cuatro ambientes distintos, playa, manglar, bosque en ladera y bosque ribereño. De cada ambiente se escogieron dos especies y se muestrearon cinco individuos de cada especie. A cada especie se les midió variables como altura, densidad de la madera, área foliar, cantidad de hojas, grosor promedio de hojas, longitud de peciolo, y descriptores de forma de la hoja, como perímetro, área, redondez, solidez, circularidad, entre otras. Se realizaron 40 análisis de componentes principales, removiendo dos variables al azar y cada vez se obtuvo la distancia euclidiana entre las especies. Estas distancias fueron promediadas y se realizó un análisis de grupo. Se encontró que especies de árboles que habitan un mismo ambiente tienden a ser más similares entre sí que especies de ambientes diferentes, aun cuando pertenecieron a familias diferentes. Sin embargo, algunos caracteres morfológicos podrían no ser determinantes al evaluar la convergencia de las distintas especies en ambientes determinadas.

Palabras claves: morfología de plantas, fenotipos, presiones ambientales, Península de Osa, Rincón de Osa.

Existen rasgos morfológicos relacionados con el funcionamiento de un individuo; la expresión de ciertos fenotipos específicos en esos rasgos puede afectar de manera positiva el desenvolvimiento del individuo en el ambiente, estos se conocen como caracteres morfológicos funcionales (Sprugel 1989, Niinemets & Kull 1994, Weiher & Keddy 1995, Díaz & Cabido 1997, Díaz *et al.* 1998, Grime 2006). Por ejemplo, en lagartijas *Anolis*, el peso corporal es un carácter morfológico funcional, especies que habitan en ramas presentan contextura delgada que les brindan agilidad para brincar entre estas sin quebrarlas, mientras que las que habitan en el suelo de bosques poseen cuerpos robustos, con músculos fuertes para desplazarse rápidamente (Calder 1984, Losos 1992). Por otra parte, en plantas, un rasgo funcional, es el área foliar (AF), ya que esta influye en la captación de luz, afectando el balance energético del organismo; en ambientes de alta radiación las especies de plantas tienden a presentar una disminución en el AF ya que les ayuda a ser más eficientes en cuanto a la captación de luz y control térmico mientras que en hábitats de poca radiación las hojas son grandes (Niinemets & Kull 1994). En organismos vegetales, la variación de caracteres morfológicos en función del ambiente, se ve reflejada principalmente en las hojas, no sólo en su AF, sino también su forma, conductancia y vida útil (Reich *et al.* 1992, Niinemets & Kull 1994, Ackerly & Reich 1999). De igual manera la densidad de la madera se ha considerado como un rasgo morfológico funcional que se relaciona con las estrategias fisiológicas frente a presiones ambientales (Swenson & Enquist 2007).

Se ha observado que la coocurrencia de distintas especies, en ambientes determinados se asocia con la convergencia morfológica de estas, por lo que especies de taxones distintos presentan fenotipos similares por estar bajo las mismas presiones ambientales (Nilsson & Wilson 1991, Niinemets & Kull 1994, Díaz *et al.* 1998, Grime 2006). El efecto de las condiciones ambientales del hábitat sobre la composición de las comunidades, se puede ver como un tipo de filtro, ya que es probable que las especies que presenten caracteres morfológicos favorables para ese ambiente sean más abundantes que las que no los presenten (Violle *et al.* 2007). Según Losos (1992), existen sólo ciertas combinaciones de formas que son posibles en los organismos de ambientes determinados. Por lo que es esperable una convergencia de los caracteres funcionales en individuos de comunidades según el tipo de hábitat (Reich *et al.* 1992, Ackerly & Reich 1999, Reich *et al.* 1999).

Los estudios sobre convergencia en caracteres morfológicos funcionales nos ayudan a comprender los patrones evolutivos de los rasgos actuales en las distintas relaciones filogenéticas así como los filtros ambientales que ejercen presiones selectivas en la evolución de las especies (Ackerly & Reich 1999). Este fenómeno de convergencia de caracteres funcionales se ha estudiado ampliamente en animales, por ejemplo, en rasgos como la dependencia de la tasa metabólica y la duración de la vida en función del tamaño corporal (Calder 1984, Losos, 1992). Sin embargo, se ha expresado la falta de estudios acerca de convergencia funcional en organismos vegetales (Enquist *et al.* 1998, Niklas & Enquist 2001). Por lo que, el presente trabajo tiene como objetivo evaluar si existe convergencia en caracteres morfológicos funcionales, en especies arbóreas que habitan un mismo ambiente. Se predice que especies de árboles de distintas familias que son abundantes en un mismo ambiente van a presentar mayor similitud en rasgos morfológicos que otras especies que se encuentren en ambientes distintos.

Materiales y métodos

Sitios de estudio.— El estudio se realizó los días 17, 18 y 19 de enero de 2017, en cuatro ambientes distintos, playa, manglar, bosque en una ladera y bosque ribereño, ubicados en la Península de Osa. Para los ambiente de manglar y playa, se trabajó en Playa Blanca (8°38'15"N, 83°26'8.1" W) y en el manglar de dicha playa (8°38'2.1"N, 83°26'10.6" W). El manglar de Playa Blanca se encuentra entre los ríos Conte y La Chanchera (Echeverría-Sáenz 2009). En esta zona la precipitación anual promedio comprende valores entre 3500 y 5500mm (Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica (IMN) 2013). El manglar posee especies como *Rhizophora racemosa*, *Pelliciera rhizophorae*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans*. El manglar presenta predominancia de *R. racemosa* y *P. rhizophorae* con 307 árboles por hectárea, de cada especie (Samper-Villarreal & Silva-Benavides 2015). El bosque ribereño se ubicó cerca de la quebrada Aguabuena (8°42'28"N, 83°31'28.9"W), y el bosque de ladera (8°42'19.3"N, 83°32'0.9"W) en una ladera cercana a este, ambos en parcelas permanentes de una hectárea cercanas a la Estación de la Fundación Neotrópica, ubicada en Agua Buena de Rincón de Osa. El bosque se clasifica como un Bosque Tropical muy Húmedo según la clasificación de Holdridge (Holdridge 1987). Esta zona presenta una temperatura anual entre 23 a 27 °C, y la precipitación media anual se encuentra entre 3420 a 6840 mm (Lagunas-Vazques 2004).

Diseño experimental.— En cada sitio se escogieron dos especies, y se muestrearon cinco árboles por cada especie. En los ambiente de manglar y playa, se escogieron las especies más abundantes de estos lugares. En el manglar, según un muestreo previo (ver Sheridan en este libro) *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) y *Pelliciera rhizophorae*

Planch. & Triana (Theaceae) eran las especies más abundantes (pero ver Samper-Villarreal & Silva-Benavides 2015); en la playa *Avicennia germinans* L. Stearn (Acanthaceae) y *Laguncularia racemosa* C.F. Gaertn (Combretaceae) eran las más abundantes (E. Chacón, observación personal). En el bosque ribereño y el de ladera, la selección de especies se realizó usando datos previamente recolectados de la parcela en la que se marcaron los árboles mayores a 10 cm DAP (diámetro a la altura del pecho) y se identificaron. La parcela fue subdividida en subparcelas (de 10 x10 m) y se tomaron las especies que aparecían mayor número de veces juntas en las subparcelas, para el bosque ribereño fueron *Cleidion castaneifolium* Müll Arg. (Euphorbiaceae) y *Sorocea pubivena* Hemsl. (Moraceae) mientras que para el bosque de ladera fueron *Tetrathylacium macrophyllum* Poepp. (Salicaceae) y *Compsonera excelsa* A.C. Sm. (Myristicaceae). De cada individuo se tomó la altura, realizando una estimación de la misma en base a la longitud de una podadora telescópica y el diámetro con una cinta diamétrica a la altura del pecho (~1.30 m). Se les midió la densidad de la madera, utilizando un trozo de madera extraído del tronco con un barreno de 5 mm de diámetro. Este fue tomado a la altura del pecho llevándolo a una profundidad que fuera la mitad del diámetro del árbol. Para obtener la densidad se utilizó el peso del trozo de madera, el cual se midió utilizando una balanza semianalítica (RADWAG), se utilizó el peso húmedo debido a la ausencia de una secadora, y para la obtención del volumen se utilizó el método de Arquímedes, este se basa en medir el volumen del trozo de madera en función del peso del líquido desplazado, al sumergir dicha madera en el líquido, la diferencia de peso es equivalente al volumen del objeto (Pereyra & Gelid 2003).

De cada individuo se colectaron, con ayuda de una podadora telescópica, tres ramas, se consideró una rama como un tallo que iba desde el meristemo apical hasta donde comenzaba otro tallo. De cada rama se obtuvo la cantidad y la proporción de hojas; esta última se refiere al cociente de la distancia de las hojas (tomado como la distancia del meristemo al punto donde termina la presencia de hojas en la rama) entre la distancia de la rama (que hace referencia a la distancia del meristemo al punto donde empieza otra rama). De cada rama se tomó la hoja en mejor estado, ubicada a partir de la tercera hoja con respecto al meristemo apical y tratando de mantener el peciolo. Posteriormente se midió con una regla el largo del peciolo y la distancia desde la base hasta el punto más ancho de la hoja. Además se estimó el grosor de la hoja usando tres mediciones de grosor (cerca del ápice, en la mitad y en la base de la hoja), con un medidor de grosor (Mitutoyo 7321). El peso húmedo de la hoja se midió utilizando una balanza semianalítica (RADWAG). Para tener mediciones del ancho, largo, área y forma de la hoja, se le tomó una foto a cada hoja para analizarla utilizando el programa Image J versión 1.50i (Rasband 2016). Como descriptores de la forma se escogieron la circularidad, redondez, relación de aspecto (RA) (relación del eje mayor entre el eje menor), y solidez de las hojas. Se obtuvo también el AFE (área foliar específica húmeda) de cada hoja (área entre el peso húmedo de la hoja), y la relación largo-ancho de la hoja, obtenido del cociente de la distancia desde la base hasta el punto más ancho entre el largo de la hoja.

Análisis estadístico.— Se determinó el promedio y desviación las variables medidas, para cada especie. Se realizaron 40 análisis de componentes principales (PCA), tomando las variables de altura, densidad de la madera, área foliar específica, cantidad de hojas, longitud de peciolo, grosor promedio de hojas, y los descriptores de forma de las hojas como perímetro, relación largo-ancho, largo de hojas, amplitud, solidez, redondez, circularidad, relación de aspecto y área, y se realizaron los PCA removiendo cada vez dos variables al azar. Cada vez se hizo un análisis se obtuvo la distancia euclidiana entre los centroides de cada especie, entre todas las especies. Las distancias euclidianas de todos los análisis fueron promediadas y se representaron de forma gráfica por medio de un

análisis de grupos utilizando enlace completo, para determinar si se agrupaban las especies por los ambientes en los que se encontraban, como un indicio de convergencia de los caracteres morfológicos. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa estadístico R versión 3.3.2 (R Development Core Team 2016).

Resultados

En total se muestrearon 40 árboles, cinco por cada especie, en los cuales se reportó una altura promedio de 6.61 ± 2.01 m, un DAP de 12.13 ± 4.73 cm, una densidad de madera de 1.03 ± 0.14 g/cm³, y proporción de $60 \pm 51\%$ de área de la rama que presenta hojas. En promedio presentaron de 13 a 5 hojas por rama, estas con un grosor promedio de 0.33 ± 0.11 mm, y un largo de peciolo de 1.69 ± 0.97 cm. En lo que refiere a los descriptores de forma de las hojas, se reportó el área promedio de 91.75 ± 74.98 cm², un área foliar específica 44.39 ± 24.86 cm²/g, por otra parte la relación largo-ancho de la hoja fue de 0.54 ± 0.41 , el perímetro obtenido de 53.63 ± 29.37 cm; la solidez, redondez y circularidad presentaron valores de 0.92 ± 0.058 , 0.37 ± 0.07 y 0.38 ± 0.11 , respectivamente. El largo promedio de las hojas fue de 19.12 ± 8.70 cm, con una amplitud de 6.49 ± 2.92 . Por último la relación de aspecto fue la que más varió, reportó un valor de 399.34 ± 983.64 (Cuadro 1 y 2).

En las variables medidas, el rasgo fenotípico que caracterizó más al ambiente de bosque en ladera fue la altura (Cuadro 1), los árboles más altos fueron encontrados en este ambiente; sin embargo, los individuos medidos en este bosque presentaron gran variación en el resto de variables tomadas. Para bosque ribereño, se encontraron ciertos fenotipos como peciolos muy largos, y altos valores de área foliar específica (AFE) (Cuadro 1); el AFE reportada para pendiente presentó valores intermedios, y se encontraron valores bajos en ambientes de manglar y playa (Cuadro 1). Los ambientes de manglar y playa reportaron gran similitud todos los caracteres medidos. Por otra parte, caracteres como la proporción y cantidad de hojas, y los descriptores de forma de estas como la relación largo-ancho, redondez, solidez y circularidad fueron muy parecidos en los cuatro ambientes (Cuadro 2). Rasgos como el grosor promedio, el área, el largo y la amplitud de la hoja presentaron una marcada diferencia en los ambientes de manglar y playa, separándolos de los de bosque ribereño y bosque en ladera (Cuadro 2). El grosor promedio presentó valores altos en manglar y playa, y bajos en pendiente y río (Cuadro 2); contrario a lo encontrado en el área, el largo y la amplitud de la hoja, cuyos valores fueron altos en bosque ribereño y en ladera, y bajos en manglar y playa. Lo anterior también se vio reflejado al evaluar los caracteres que presentaban mayor similitud entre las especies, por ejemplo la altura de los individuos fue similar para *P. rhizophorae*, *R. mangle*, *A. germinans*, y *L. racemosa*. El grosor promedio fue similar para especies como *C. excelsa* y *T. macrophyllum*, ambas presentaron valores bajos (Cuadro 1); *C. castaneifolium* y *S. pubivena* presentaron valores intermedios; y en las especies de playa y manglar se vieron reflejados altos valores de grosor promedio de hojas. Otros rasgos como la proporción y cantidad de hojas y la densidad de la madera no fueron muy claros para dividir a las especies por ambientes, ya que presentaron gran variación tanto entre como dentro de los individuos de cada especie.

El PCA realizado sin exclusión de ninguna variable explicó un 35.8% con el componente 1, y un 18.3% con el componente 2; las variables que tuvieron mayor peso en el primer componente fueron el grosor promedio de la hoja, el área foliar específica, el área de la hoja, la amplitud y solidez de la hoja; y para el segundo componente fue la densidad de la madera, y la solidez de la hoja (Fig.1). De acuerdo con las distancias euclidianas entre los centroides de las especies (Cuadro 3), las especies riparias fueron

más similares en sí que con especies de otros ambientes (Fig. 2), al igual que las especies de bosque de ladera (Fig. 2). Sin embargo, no parece haber una convergencia en las características morfológicas entre las especies en playa y manglar (Fig. 2). Las especies de ambos ambientes fueron muy similares entre ellas. La especie *A. germinans* considerada de playa si fue más similar a la especie *L. racemosa* (Cuadro 3, Fig. 2), pero la especie *L. racemosa* fue más similar a *R. mangle* que fue considerada de manglar.

Discusión

Se logró obtener indicios de una posible convergencia evolutiva, de los caracteres medidos, dentro de los ambientes de bosque de ladera y bosque ribereño; esto se puede atribuir en parte a las presiones ambientales en cada uno de los sitios (Sprugel 1989). Se ha encontrado que la retención de agua por parte del terreno disminuye conforme aumenta la pendiente del mismo, por otra parte, al incrementar la altitud se expone a mayor radiación solar (Santos *et al.* 2006). Según Cisternas *et al.* (1999), un terreno con una pendiente pronunciada, es más propenso a presentar lixiviación en sus sustratos, por lo que estos suelos presentarían menor cantidad de nutrientes, y agua aprovechable, para los organismos vegetales. Por el contrario, el bosque ribereño presenta alta humedad y densa vegetación (McDiarmid & Adler 1974, O'Dowd 1979, Barrantes *et al.* 1999). Aparte de esto sus aguas llevan gran cantidad de minerales que enriquecen el suelo (Beita-Sandí & Barahona-Palomo 2010).

Estas características de poca iluminación por la densa vegetación, la abundancia de nutrientes y recurso hídrico para las plantas, puede ejercer una presión que guíe el fenotipo de los organismos en una dirección determinada (Sprugel 1989). Según Hansen (1997), expone que la similitud de grupos no emparentados en un mismo ambiente puede atribuirse a presiones ambientales, debido a que influyen en el éxito de ciertas características para cada ambiente. En diversos estudios se ha encontrado que la altitud, exposición a la luz y pendiente del terreno influyen en el fenotipo de organismos no emparentados, llevándolos a una similitud en sus morfologías (Mena & Balsley 1986, Arzac *et al.* 2011, Muñoz *et al.* 2014).

Contrario a lo expuesto anteriormente, en los ambientes de playa y manglar no se encontró evidencia de una convergencia de caracteres dentro de cada uno de los sitios. Sin embargo, esto puede deberse a la similitud y cercanía de ambas regiones, por lo que es posible que se encontraran expuestas a las mismas presiones ambientales (Samper-Villarreal & Silva-Benavides 2015). Otra posible razón, puede ser que las características morfológicas tomadas para estas regiones no eran las que se encontraban expuestas a las presiones ambientales (Coll *et al.* 2002). Las especies de manglar se encuentran adaptadas a suelos inundados y las de playa a suelos con escorrentía, por lo que uno de los principales caracteres morfológicos funcionales en ambos ambientes podría ser el fenotipo que presenten sus raíces (Jiménez 1999).

En conclusión si existe convergencia en el fenotipo considerando varios caracteres morfológicos funcionales a la vez en especies arbóreas que habitan un mismo ambiente. Sin embargo, algunos caracteres morfológicos podrían no ser determinantes al evaluar la convergencia de las distintas especies en ambientes determinados. Para futuros proyectos, se debería evaluar si los caracteres medidos se ven realmente influenciados por el ambiente seleccionado, de igual forma, se deberían tomar variables ambientales para una mejor caracterización de cada sitio.

Agradecimientos

A Eduardo Chacón por su guía en la formulación del trabajo, y su apoyo en los análisis estadísticos de los datos. A los estudiantes del Curso de Biología de Campo 2017, por la colaboración en la toma de los datos. A Luis Sandoval por sus acotaciones y recomendaciones para el presente trabajo. A la Estación de la Fundación Neotrópica por brindar el lugar para el análisis de las muestras tomadas en el campo.

Bibliografía

- Ackerly, D. D. & P. B. Reich. 1999. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany* 86: 1272-1281.
- Arzac, A., E. Chacón-Moreno, L. D Llambí & R. Dulhoste. 2011. Distribución de formas de vida de plantas en el límite superior del ecotono bosque-páramo en los Andes Tropicales. *Ecotrópicos* 24: 26-46
- Barrantes, G., Q. Jiménez, J. Lobo, T. Maldonado, M. Quesada, & R. Quesada. 1999. Evaluación de los planes de manejo forestal autorizados en el periodo 1997–1999 en la Península de Osa. Cumplimiento de normas técnicas, ambientales e impacto sobre el bosque natural.
- Beita-Sandí, W. & M. Barahona-Palomo. 2010. Físico-química de las aguas superficiales de la Cuenca del río Rincón, Península de Osa, Costa Rica. *Research Journal of the Costa Rican Distance Education University* 2: 157-179.
- Calder, W. A. 1984. *Size, function, and life history*. Harvard University Press, Massachusetts.
- Cisternas, M., P. Martínez, C. Oyarzun & P. Debels. 1999. Caracterización del proceso de reemplazo de vegetación nativa por plantaciones forestales en una cuenca lacustre de la Cordillera de Nahuelbuta, VIII Región, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 661-670.
- Coll, M., A. Fonseca & J. Cortés. 2002. El manglar y otras asociaciones vegetales de la laguna de Gandoca, Limón, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 49: 321-330.
- Díaz, S. & M. Cabido. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463-474.
- Díaz, S., M. Cabido & F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113-122.
- Echeverría-Sáenz, S. 2009. *Uso de la tierra y transporte de sólidos en suspensión en la cuenca del río Rincón, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica*. Tesis de Maestría. Sistema de Estudios de Posgrado Universidad Estatal a Distancia, Costa Rica.
- Equist, B. J., J. H. Brown & G. B. West. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population. *Nature* 395: 163-165.
- Grime, J. P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255-260.
- Hansen, T. F. 1997. Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution* 51:1341-1351.

- Holdridge, L. R. 1987. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José, Costa Rica.
- Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica (IMN). 2013. Atlas Climatológico. Disponible en: <http://www.imn.ac.cr>. Accedido el: 26 de Febrero del 2017
- Jiménez, J. A. 1999. Ambiente, distribución y características estructurales en los Manglares del Pacífico de Centro América: Contrastes climáticos, pp. 51-70 *In*: A. Yáñez–Arancibia & A. L. Lara–Domínguez (eds.). Ecosistemas de Manglar en América Tropical. Instituto de Ecología A.C. México, UICN/ORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring MD USA.
- Lagunas-Vazques, M. 2004. Análisis socioambiental de la pesca ribereña como actividad de subsistencia en las comunidades costeras de Rincón de Osa y Puerto Escondido-La Palma, Península de Osa, Costa Rica. Tesis de Maestría. Sistema de Estudios de Posgrado en Biología, Universidad de Costa Rica.
- Losos, J. B. 1992. The evolution of convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. *Systematic biology* 41: 403-420.
- McDiarmid, R. W., & K. Adler. 1974. Notes on territorial and vocal behavior of neotropical frogs of the genus *Centrolenella*. *Herpetologica* 30: 75-78.
- Mena, P., & H. Balslev. 1986. Comparación entre la vegetación de los páramos y el cinturón Afroalpino. Botanical Institute, University of Aarhus. Consultado en: <http://library.wur.nl/WebQuery/clc/245052>
- Munoz, F., F. Anthelme, & V. Raevel. 2014. Procesos ecológicos a múltiples escalas que afectan a las dinámicas de comunidades de plantas en los humedales altoandinos de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 49: 104-119.
- Niinemets, Ü. & K. Kull. 1994. Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *Forest Ecology and Management* 70: 1-10.
- Niklas, K. J. & B.J. Enquist. 2001. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 2922-2927.
- Nilsson, C., & Wilson, S. D. 1991. Convergence in plant community structure along disparate gradients: are lakeshores inverted mountainsides?. *The American Naturalist* 137: 774-790.
- O'Dowd, D. J. 1979. Foliar nectar production and ant activity on a neotropical tree, *Ochroma pyramidale*. *Oecologia* 43: 233-248.
- Pereyra, O., & M. Gelid. 2003. Estudio de la variabilidad de la densidad básica de la madera de *Pinus taeda* para plantaciones de Misiones y norte de Corrientes. *Floresta* 33: 3-19.
- R Development Core Team. 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, <http://www.R-project.org>, Vienna, Austria.
- Rasband, W.S. 2016. ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2016

- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin & W. D. Bowman. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- Reich, P. B., M. B. Walters & D. S. Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological monographs* 62: 365-392.
- Samper-Villarreal, J. & A. M. Silva-Benavides. 2015. Complejidad estructural de los manglares de Playa Blanca, Escondido y Rincón de Osa, Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 63: 199-208.
- Santos, J. D., San Juan, R. F., de Provens, E. C., & Arrarás, Í. R. (2006). Estimación de la capacidad de retención de agua en el suelo: revisión del parámetro CRA. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales* 15: 14-23.
- Sprugel, D. G. 1989. The relationship of evergreenness, crown architecture, and leaf size. *The American Naturalist* 133: 465-479.
- Swenson, N. G., & B. J. Enquist. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94: 451-459.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Weiher, E., & P. A. Keddy. 1995. The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* 73: 323-335.

Cuadro 1. Promedios \pm desviaciones estándar de las variables medidas en árboles para las ocho especies, *Pelliciera rhizophorae*, *Rhizophora mangle*, *Compsonera excelsa*, *Tetrathylacium macrophyllum*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, *Cleidion castaneifolium* y *Sorocea pubivena*.

| Hábitat | Especie | Altura (m) | Densidad de la madera (g/cm^3), | Área foliar específica (cm^2/g), | Cantidad de hojas / rama | de Longitud de peciolo (cm), | Grosor de hoja (mm). |
|---------|--------------------------|------------------|---|--|--------------------------|------------------------------|----------------------|
| Manglar | <i>P.rhizophorae</i> | 6.00 ± 1.08 | 1.12 ± 0.03 | 24.91 ± 2.17 | 8.60 ± 1.88 | 0.00 ± 0.00 | 0.39 ± 0.04 |
| Manglar | <i>R. mangle</i> | 4.70 ± 0.77 | 1.20 ± 0.06 | 17.36 ± 3.56 | 6.87 ± 2.17 | 1.85 ± 0.43 | 0.48 ± 0.06 |
| Ladera | <i>C. excelsa</i> | 9.00 ± 1.09 | 0.86 ± 0.06 | 54.84 ± 13.34 | 13.00 ± 3.38 | 1.62 ± 0.39 | 0.20 ± 0.03 |
| Ladera | <i>T. macrophyllum</i> | 10.00 ± 2.19 | 1.00 ± 0.10 | 56.47 ± 9.85 | 12.33 ± 5.08 | 1.31 ± 0.55 | 0.23 ± 0.02 |
| Playa | <i>A. germinans</i> | 6.50 ± 0.92 | 1.11 ± 0.01 | 26.51 ± 4.22 | 8.13 ± 3.42 | 1.59 ± 0.26 | 0.44 ± 0.05 |
| Playa | <i>L. racemosa</i> | 5.90 ± 0.83 | 0.95 ± 0.06 | 20.98 ± 2.24 | 13.07 ± 3.77 | 1.57 ± 0.27 | 0.45 ± 0.04 |
| Ripario | <i>C. castaneifolium</i> | 7.40 ± 0.83 | 0.98 ± 0.05 | 74.40 ± 6.44 | 7.40 ± 2.50 | 3.40 ± 0.69 | 0.22 ± 0.01 |
| Ripario | <i>S.pubivena</i> | 5.80 ± 2.01 | 1.15 ± 0.05 | 83.12 ± 12.42 | 7.13 ± 3.48 | 1.92 ± 0.56 | 0.25 ± 0.05 |

Cuadro 2. Promedios \pm desviaciones estándar, las variables descriptoras de las hojas para las ocho especies, *Pelliciera rhizophorae*, *Rhizophora mangle*, *Compsonera excelsa*, *Tetrathylacium macrophyllum*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, *Cleidion castaneifolium* y *Sorocea pubivena*.

| Especie | Perímetro de hojas (cm) | Relación largo-ancho | Largo de la hoja (cm) | Amplitud (cm) | Solidez | Redondez | Circularidad | Relación de aspecto | Área de hojas (cm ²). |
|--------------------------|-------------------------|----------------------|-----------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------------|-----------------------------------|
| <i>P.rhizophorae</i> | 0.17 \pm 0.21 | 0.54 \pm 0.08 | 12.12 \pm 1.76 | 3.44 \pm 0.30 | 0.95 \pm 0.02 | 0.30 \pm 0.04 | 0.38 \pm 0.06 | 3.44 \pm 0.45 | 26.26 \pm 5.25 |
| <i>R. mangle</i> | 0.14 \pm 0.08 | 0.53 \pm 0.08 | 15.00 \pm 2.70 | 6.19 \pm 0.84 | 0.94 \pm 0.01 | 0.46 \pm 0.03 | 0.49 \pm 0.07 | 2.18 \pm 0.15 | 57.29 \pm 15.73 |
| <i>C. excelsa</i> | 0.82 \pm 0.10 | 0.65 \pm 0.91 | 22.42 \pm 2.66 | 7.31 \pm 1.49 | 0.95 \pm 0.01 | 0.36 \pm 0.05 | 0.44 \pm 0.07 | 2.84 \pm 0.34 | 111.34 \pm 37.52 |
| <i>T. macrophyllum</i> | 0.80 \pm 0.18 | 0.40 \pm 0.04 | 30.22 \pm 5.24 | 8.21 \pm 1.85 | 0.92 \pm 0.03 | 0.27 \pm 0.03 | 0.26 \pm 0.08 | 3.75 \pm 0.39 | 176.59 \pm 69.32 |
| <i>A. germinans</i> | 0.87 \pm 1.22 | 0.43 \pm 0.06 | 11.42 \pm 2.55 | 3.88 \pm 0.84 | 0.89 \pm 0.03 | 0.39 \pm 0.09 | 0.38 \pm 0.08 | 2.71 \pm 0.58 | 27.71 \pm 12.64 |
| <i>L. racemosa</i> | 0.41 \pm 0.21 | 0.44 \pm 0.08 | 11.70 \pm 0.94 | 4.24 \pm 0.41 | 0.94 \pm 0.01 | 0.40 \pm 0.03 | 0.50 \pm 0.05 | 2.50 \pm 0.21 | 33.22 \pm 5.16 |
| <i>C. castaneifolium</i> | 0.64 \pm 0.70 | 0.66 \pm 0.52 | 22.89 \pm 10.76 | 8.64 \pm 3.75 | 0.91 \pm 0.04 | 0.43 \pm 0.04 | 0.37 \pm 0.08 | 2.36 \pm 0.21 | 137.97 \pm 89.18 |
| <i>S.pubivena</i> | 0.82 \pm 0.56 | 0.70 \pm 0.50 | 23.86 \pm 9.96 | 8.28 \pm 3.38 | 0.86 \pm 0.13 | 0.36 \pm 0.05 | 0.31 \pm 0.09 | 2.78 \pm 0.35 | 122.85 \pm 73.55 |

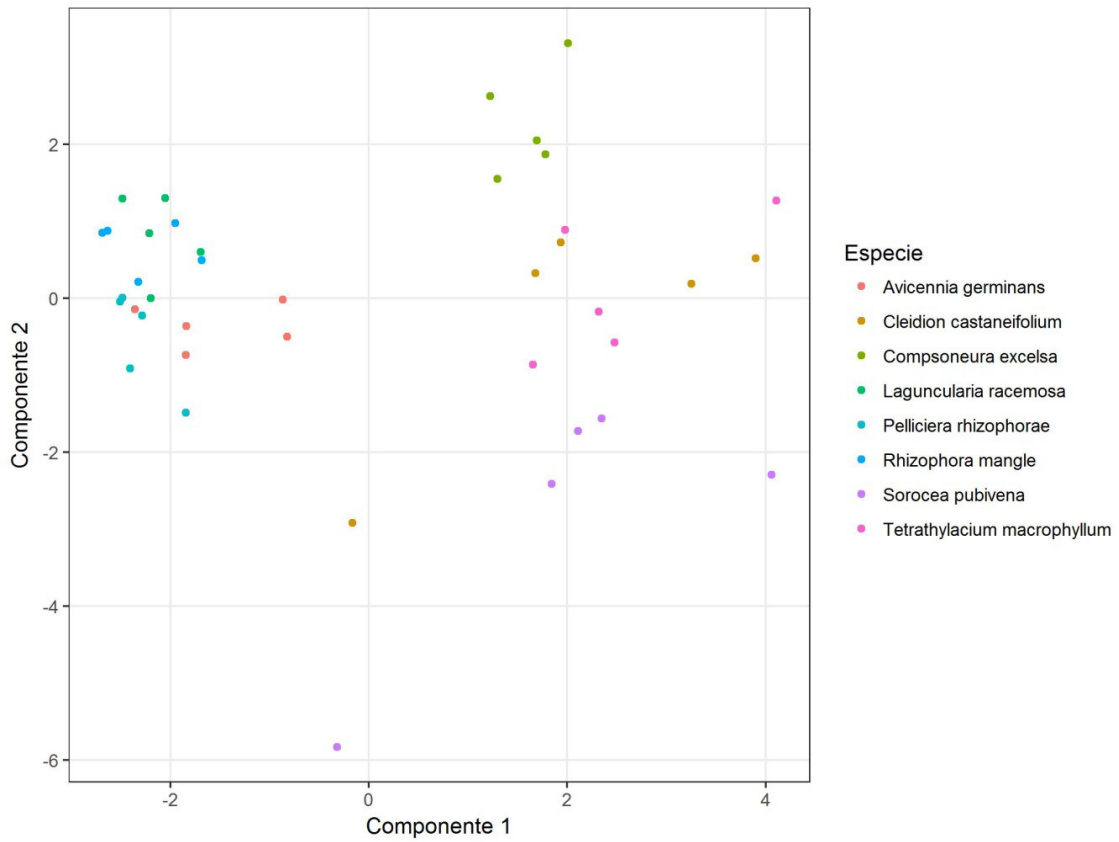


Figura 1. Análisis de componentes principales sin excluir ninguno de los caracteres o variables tomadas para el estudio.

Cuadro 3. Promedios \pm desviaciones estándar de las distancias euclidianas representadas gráficamente en el Cluster de la Fig. 1, entre las ocho especies, *Pelliciera rhizophorae*, *Rhizophora mangle*, *Compsonera excelsa*, *Tetrathylacium macrophyllum*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, *Cleidion castaneifolium* y *Sorocea pubivena*. Se resalta en negrita la distancia euclidea más corta para cada especie.

| | <i>A. germinans</i> | <i>C. casneifolium</i> | <i>C. excelsa</i> | <i>L. racemosa</i> | <i>P. rhizophorae</i> | <i>R. mangle</i> | <i>S. pubivena</i> |
|--------------------------|---------------------|------------------------|-------------------|--------------------|-----------------------|------------------|--------------------|
| <i>C. castaneifolium</i> | 3.32 \pm 0.63 | | | | | | |
| <i>C. excelsa</i> | 3.74 \pm 0.87 | 3.08 \pm 0.59 | | | | | |
| <i>L. racemosa</i> | 1.23 \pm 0.43 | 3.76 \pm 0.47 | 3.74 \pm 0.63 | | | | |
| <i>P. rhizophorae</i> | 1.82 \pm 0.67 | 4.60 \pm 1.01 | 4.59 \pm 0.54 | 2.09 \pm 0.72 | | | |
| <i>R. mangle</i> | 1.65 \pm 0.49 | 3.79 \pm 0.42 | 4.23 \pm 0.84 | 1.06 \pm 0.25 | 2.58 \pm 1.04 | | |
| <i>S. pubivena</i> | 3.62 \pm 0.51 | 2.46 \pm 0.42 | 4.58 \pm 0.71 | 4.55 \pm 0.38 | 4.36 \pm 0.51 | 4.68 \pm 0.48 | |
| <i>T. macrophyllum</i> | 3.69 \pm 0.54 | 2.62 \pm 0.98 | 3.04 \pm 0.74 | 4.31 \pm 0.58 | 4.15 \pm 0.30 | 4.62 \pm 0.60 | 2.89 \pm 0.47 |

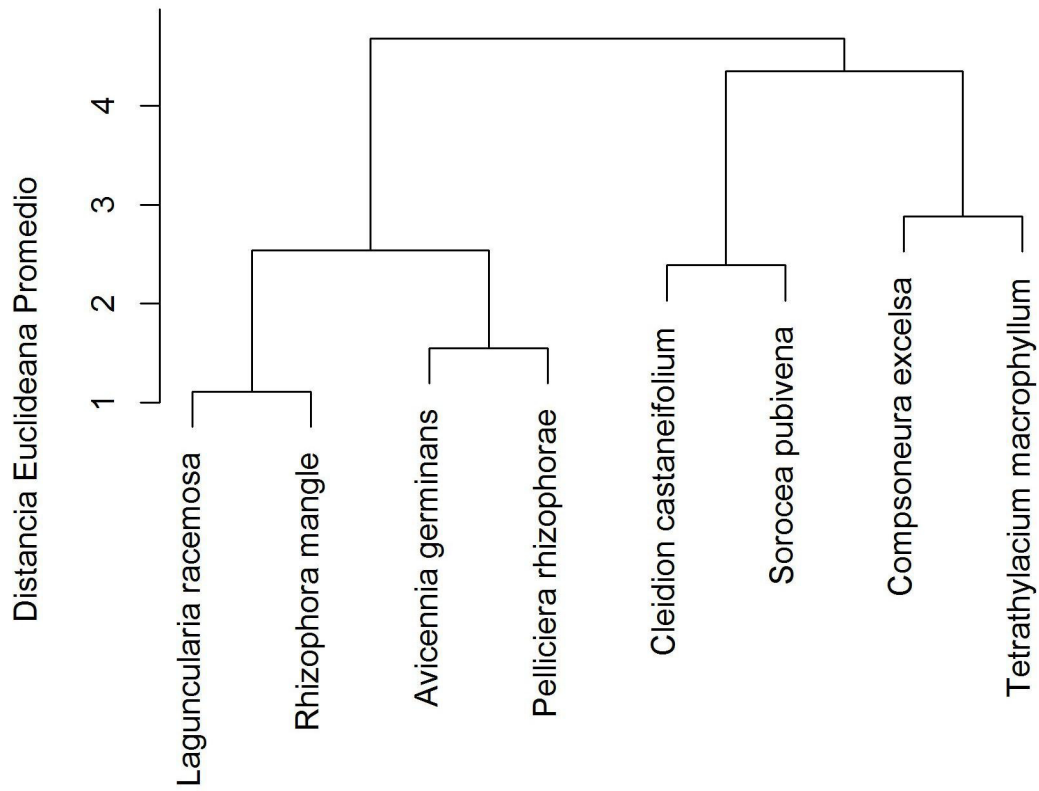


Figura 2. Cluster basado en distancias euclidianas promedio adquiridas a partir de 40 Análisis de Componentes Principales.

Efecto del tamaño y temperatura sobre la velocidad del sprint bípedo en la lagartija *Basiliscus basiliscus* (L.)

Sofía Granados-Martínez

Coordinadora: Carolina Esquivel-Dobles

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, sofya_2894@hotmail.com

Las lagartijas son un grupo importante de estudio debido a la capacidad de algunos grupos de tener locomoción bípeda. Esta locomoción brinda más velocidad a la hora de correr, por lo que es utilizada para escapar de depredadores, sin embargo es más común en juveniles que en adultos. El objetivo de este trabajo fue estudiar el efecto del tamaño sobre la velocidad del sprint de *Basiliscus basiliscus*. Se creó una pista en el laboratorio, se estimuló al basilisco a correr y se calculó la velocidad del sprint bípedo. Se tuvieron dos tratamientos: sol y sombra, correspondientes a individuos expuestos previamente al sol o no, respectivamente. Se tomaron las variables largo de la cola, grosor del muslo y condición corporal como indicadores de tamaño y se realizó un análisis de covarianza múltiple. Las variables indicadoras de tamaño no explicaron la variación en la velocidad del sprint de *B. basiliscus*, a pesar de que se dice que el peso y tamaño son los factores más limitantes en el bipedalismo acuático. El tratamiento si tuvo efecto en el modelo, presentando velocidades mayores los individuos expuestos al sol, probablemente debido al aumento de temperatura corporal, y su relación con el aumento de la energía liberada a mayores temperaturas. Los resultados obtenidos probablemente se deben a que todos los individuos capturados fueron juveniles. Esto debido a que los juveniles normalmente se encuentran en perchas a menor altura que los adultos, y permiten distancias de acercamiento menores, por lo que es más fácil su captura.

Palabras claves: basiliscos, correr sobre el agua, evasión de depredadores, locomoción, peso.

Las lagartijas son un grupo importante en el estudio de la locomoción debido a la capacidad de algunos grupos de tener dos tipos de locomoción: bípeda y cuadrúpeda (Irschick & Jayne 1999, Vitt & Caldwell 2014). La presencia de locomoción bípeda es interesante en lagartijas ya que a pesar de que se presenta en un gran número de taxones, aún no es claro si esta ocurrencia es el resultado de una combinación de retención de caracteres ancestrales o una evolución convergente (Irschick & Jayne 1999). Es expandida la idea de que esta locomoción da una ventaja a los individuos ya que brinda más velocidad a la hora de correr (Snyder 1949). Este argumento se basa en experimentos donde se ha notado que a gran velocidad las lagartijas del género *Basiliscus* pueden utilizar locomoción bípeda para correr sobre el agua, pero una vez que disminuyen la velocidad cambian a cuadrúpeda (Snyder 1949), este comportamiento también se ha visto en otras lagartijas que utilizan locomoción bípeda terrestre (Punzo 1982).

Las lagartijas del neotrópico del género *Basiliscus* son reconocidas por su gran habilidad para utilizar esta locomoción sobre el agua (Barden 1943, Snyder 1949, Laerm 1973, Van Devender 1991, Hsieh 2003, Alexander 2012). Al dar mayor velocidad esta locomoción se ha observado principalmente en situaciones de evasión de depredadores (Barden 1943, Rand & Marx 1967, Laerm 1973, Savage 2002), aunque también puede ser utilizada para forrajear (Van Devender 1991). Individuos de *B. basiliscus* también pueden nadar sin problema (Barden 1943, Rand & Marx 1967), sin embargo se cree que prefieren correr ya que así además evitan un potencial depredador acuático (Rand & Marx 1967).

Los basiliscos son capaces de correr en el agua gracias a sus pies largos y dedos aplanados (Snyder 1949, Rand & Marx 1967, Alexander 2012), además de la velocidad de movimiento de las extremidades y el corto tiempo de contacto entre los pies y la superficie del agua (Rand & Marx 1967). La cola juega un papel importante en el sprint bípedo, dando equilibrio y contrapeso durante la locomoción (Snyder 1949, Ballinger et al. 1979). La cola hace que durante la locomoción bípeda el centro de gravedad se vaya hacia atrás, y como consecuencia de esto la fuerza durante la corrida en *B. basiliscus* es dada principalmente por los músculos de la pierna y parcialmente por los músculos de la espalda (Glasheen & McMahon 1996, Alexander 2012).

A pesar de estas características, es más común que este comportamiento sea realizado por juveniles que por adultos (Barden 1943, Savage 2002, Hsieh 2003). En lagartijas grandes la masa de los adultos varía considerablemente, siendo incluso hasta 50% más de la masa de un juvenil (Irschick & Jayne 2000). Por estas razones estudiar el efecto del tamaño del individuo en la locomoción es importante ya que al moverse se necesita fuerza suficiente para desplazar el cuerpo entero (Irschick & Jayne 2000).

Debido a la función que cumplen la cola y los músculos de la pierna para realizar el sprint, y la relación de la magnitud de las mismas con la edad del individuo, se hace necesario estudiar el efecto de su variación sobre la velocidad a la que puede correr un individuo, así como la variación en el tamaño y peso del individuo. Por esta razón, el objetivo de esta investigación es evaluar si existe un efecto del tamaño del individuo sobre la velocidad del sprint bípedo en la lagartija *B. basiliscus*. Se espera que la variación en la magnitud de algunas partes del cuerpo afecte la velocidad del sprint. Se predice que el aumento en la longitud de la cola y grosor del muslo aumentarán la velocidad del sprint bípedo, mientras que la longitud hocico-ano y el aumento de la masa corporal de *B. basiliscus* tendrán un efecto negativo.

Materiales y métodos

Especie de estudio-Se trabajó con la lagartija *B. basiliscus*. Esta lagartija se distribuye desde México hasta el noroeste de Venezuela y oeste de Ecuador (Savage 2002), es una especie de tierras bajas y en pocas ocasiones se ha encontrado por encima de los 1000 msnm (Van Devender 1991). Se encuentra principalmente a lo largo de riachuelos y quebradas, así como pozas y lagos (Laerm 1973, Van Devender 1991). Es un animal diurno, durante el día se encuentra principalmente forrajeando, tomando el sol o descansando a la orilla de los ríos (Savage 2002). Durante la noche se encuentra dormido en las ramas de la vegetación a la orilla del río (Rand & Marx 1967; Savage 2002), y cuando sienten algún peligro, saltan al agua (Van Devender 1991). Los principales depredadores diurnos son las rapaces, y entre los nocturnos están las zarigüeyas y serpientes (Van Devender 1991). Los machos adultos tienen una longitud total de 90 cm mientras que hembras 60 cm. En cuanto a la masa corporal, los machos llegan a pesar 600 g y las hembras 300 g (Van Devender 1991). La cola representa aproximadamente un 75% de la longitud total (Savage 2002).

Trabajo de campo- El trabajo se realizó del 25 al 28 de enero de 2017, en la comunidad de Agua Buena en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica (8°42'1.60"N, 83°30'50.40"W; 70 msnm). El muestreo para la colecta de los individuos se realizó en tres diferentes quebradas ubicadas en la comunidad. El muestreo se realizó durante las horas de la noche de 1930 a 2200, durante los primeros tres días. Cada día se visitó una quebrada diferente para tener una muestra más representativa de los individuos del sitio, y además para evitar recapturas. Se colectó a los individuos de noche debido a la

facilidad de encontrarlos durmiendo en las ramas de árboles. El muestreo consistió en caminar sobre las quebradas buscando los individuos dormidos. Una vez que se detectaba un individuo se procedía a capturarlo, cada individuo se introdujo en una bolsa de tela diferente. Al final del muestreo de cada noche, se llevaban los individuos al laboratorio y se mantenían ahí toda la noche, en un mismo cuarto todas las noches. A la mañana siguiente se realizaban los experimentos de locomoción en el laboratorio.

Experimentos de locomoción- Se construyó en el laboratorio una pista en línea recta de 4 m de longitud y 1 m de ancho. La pista se cerró para evitar que los individuos se escaparan, se colocaron barreras de aproximadamente 1 m de alto a cada lado de la pista. Al final de los 4 m se encontraba un refugio para el individuo. A lo largo de toda la pista se colocaron marcas de graduación cada 25 cm, colocando transversalmente trozos de masking-tape, se enumeró cada cinta del 0 al 16. Los experimentos de locomoción se empezaban alrededor de las 0800, estos consistieron en poner al basilisco en la línea 0 de la pista y estimularlo tocándole la cola o el dorso para que iniciara el sprint. Se realizaron tres réplicas por individuo, para dar el mismo tiempo de recuperación entre réplica a cada individuo, se realizó primero la primera repica a todos los individuos, seguidamente se realizó la segunda réplica en el mismo orden en que se realizó la primera réplica, y se siguió la misma lógica con la tercera réplica. Se tomó un video de cada réplica para un posterior análisis de videos. Se tomó la temperatura ambiental en cada réplica.

Después de la tercera réplica, a cada individuo utilizando un calibrador se le tomaron las siguientes medidas: longitud hocico-ano (cm), longitud de la cola (cm), longitud total (cm) y grosor del muslo (cm), además con una balanza de precisión Radwag WTB200 se calculó la masa corporal (g). Al finalizar, se marcó cada basilisco en las uñas de las patas traseras, utilizando un esmalte de uñas, esto para evitar recapturas del mismo individuo y no tener problemas de pseudorreplicación.

Se trabajó con dos tratamientos: sol y sombra. En el primero, se ponía a cada individuo al sol durante 10 min y seguidamente se metía al laboratorio para empezar los experimentos, esto para aumentar la temperatura del individuo debido a la ectotermia que presentan los reptiles. Este calentamiento se dio solamente antes de la primera réplica. El segundo tratamiento, corresponde a individuos que no fueron expuestos al calentamiento previo a la experimentación.

Análisis de videos- Se utilizó el programa VLC media player para el análisis de los videos. Primero se calculó que el tiempo (s) que dura cada cuadro del video es de 0.04 s, este dato se utilizó para proceder al análisis de los videos por cuadro. En cada video se contó el número de cuadros en los que el individuo estaba realizando cada uno de los dos tipos de locomoción y de este modo se obtuvo el tiempo. Se calculó la distancia recorrida por el basilisco, utilizando las marcas de graduación a lo largo de la pista. A partir de estos datos obtuvimos la velocidad en cada uno de los tipos de locomoción usando la fórmula $V = d / t$. Para el análisis de datos se utilizó solamente la réplica con mayor velocidad de sprint de cada individuo.

Análisis estadístico- Se calculó una variable llamada condición corporal, la cual se obtiene mediante los residuos del modelo lineal entre el peso y la longitud hocico-ano. Se utiliza esta variable ya que es una manera más objetiva de realizar comparaciones, ya que los adultos aumentan su masa desproporcionalmente (Hsieh 2003), de modo que al analizar el efecto de la condición corporal se toman en cuenta las dos variables. Se realizó un análisis de covarianza múltiple (ANCOVAM) para evaluar el efecto de la condición corporal, longitud de la cola, grosor del muslo y sobre la velocidad del sprint bípedo.

Resultados

Se capturó un total de 24 *B. basiliscus*, la mayoría en estadio juvenil y solo un subadulto, 8 individuos en el tratamiento sol y 16 en sombra. El promedio de masa corporal (\pm desv.est) fue de 12.37 (\pm 13.93) g, y el rango fue de 2.3 a 71.6 g. El promedio de la longitud hocico-ano fue de 7.61 (\pm 2.92) cm y el rango fue de 3 a 17.2 cm. La temperatura ambiental no varió entre los dos tratamientos ($t=1.01$, $gl=23$, $p=0.32$), se mantuvo en aproximadamente 27°C. En cuanto a la condición corporal, se obtuvo una correlación positiva entre el peso y la longitud hocico-ano ($b=3.09$, $a=-11.17$, $r^2=0.39$, $gl=1$, 22 $t=3.99$, $p<0.01$, Fig. 1), la masa del individuo aumenta con el tamaño.

Las variables en conjunto si tienen efecto en la velocidad del sprint de *B. basiliscus* ($F[4, 19] = 3.50$, $p=0.03$). En cuanto a las variables morfo métricas incluidas en el modelo, se obtuvo que la condición corporal no explicó la variación en la velocidad del sprint bípedo ($t=-0.60$, $gl=19$, $p=0.5$, Fig. 2). El promedio de la longitud de la cola fue de 16.25 (\pm 0.06) cm, esta variable no explicó la variación de la velocidad ($t=0.85$, $gl=19$, $p=0.41$, Fig. 3). El promedio del grosor del muslo fue de 0.60 (\pm 0.28) cm, y tampoco tuvo efecto en el modelo ($t=0.39$, $gl=19$, $p=0.70$, Fig. 4). El tratamiento es la única variable que tuvo efecto en la velocidad del sprint, siendo el tratamiento sombra el que disminuye la velocidad del sprint ($t=-2.57$, $gl=19$, $p=0.01$, Fig. 5). De hecho se observa que en todos los casos la velocidad es mayor para los individuos del tratamiento sol (Figs. 2, 3 y 4).

Discusión

Los resultados obtenidos indican que no hay ningún efecto de los caracteres morfométricos estudiados sobre la velocidad del sprint de *B. basiliscus*, sin embargo el tratamiento si tuvo un efecto. La velocidad en el sprint bípedo fue mayor en los individuos expuestos al sol previo a los experimentos de locomoción.

Se dice que el sprint es una actividad que presenta metabolismo anaerobio independiente de la temperatura, lo cual es una ventaja ya que es inconveniente depender de la temperatura corporal para escapar de los depredadores rápidamente (Huey & Hertz 1982). Sin embargo, estos resultados concuerdan con Marsh & Bennett (1985), quienes obtuvieron un aumento en la velocidad del sprint con el aumento de la temperatura en *Dipsosaurus dorsalis*.

Se sabe que la temperatura es uno de los factores más importantes en la locomoción de animales ectotérmicos, y es posible que la temperatura influya en la velocidad de contracción en los músculos motores (Marsh & Bennett 1985), ya que cuando los músculos están calientes pueden liberar mayor energía que cuando no lo están (Alexander 2012), influenciando así la respuesta al correr. De hecho a altas temperaturas las lagartijas tienden a correr más que a bajas temperaturas (Vitt & Caldwell 2014). En un estudio una lagartija del género *Amphibolorus* aumentó de 25 a 37°C su temperatura corporal después de una rápida exposición al sol (Alexander 2012). Aunque en el presente estudio no fue posible tomar la temperatura corporal de los basiliscus durante los experimentos en ninguno de los dos tratamientos, es posible que la exposición al sol de los individuos del tratamiento sol aumentara su temperatura de forma que afectara la velocidad de sprint.

La velocidad del sprint de *B. basiliscus* no varió según la condición corporal del individuo (relación entre la masa y el tamaño). Los resultados obtenidos aquí concuerdan con los de Rand & Marx (1967), quienes no encontraron diferencias entre velocidad de locomoción entre adultos y juveniles de *B. basiliscus*, y mencionan que posible que la

velocidad del sprint sea la misma entre adultos y juveniles pero que el esfuerzo para un basilisco adulto es mucho mayor (Rand & Marx 1967). Tampoco en la lagartija *Uma notata*, que utiliza locomoción bípeda terrestre, la velocidad de sprint se vio afectada por la masa corporal o tamaño (Punzo 1982).

A pesar de no tener efecto significativo, se observa que al menos en el tratamiento sombra, el cual tiene mayor cantidad de individuos, la velocidad del sprint si disminuye. Concordando con lo encontrado por Hsieh (2003) donde juveniles de *B. plumifrons* corrieron más rápido que los adultos (Hsieh 2003), previamente Snyder (1949) demostró la importancia del peso durante la locomoción de *B. basiliscus*.

El agua actuando como superficie, exagera el efecto de la masa durante el movimiento ya que el aumento de la masa resulta en un desproporcional aumento de los requerimientos energéticos (Hsieh 2003), razón por la cual los individuos grandes y pesados tienden a hundirse cuando están corriendo sobre el agua más que los pequeños y menos pesados (Van Devender 1991). Es probable que este sea el motivo de la diferencia en la utilización del agua por parte de adultos y juveniles (Rand & Marx 1967). Y probablemente esta relación del peso y tamaño con la velocidad es el factor más limitante involucrado en el bipedalismo acuático (Laerm 1973).

El aumento en el grosor del muslo se relaciona con el aumento de la masa corporal, y aunque no se encontró efecto del grosor del muslo en la velocidad del sprint, en ambos tratamientos se notó una tendencia a aumentar la velocidad según el aumento de la longitud de la cola. Se ha sugerido que las diferencias entre las dimensiones de las extremidades pueden ser suficientes para explicar diferencias en velocidades del sprint (Irschick & Jayne 1999). La fuerza durante la corrida en *B. basiliscus* es dada principalmente por los músculos de la pierna (Glasheen & McMahon 1996, Alexander 2012), si un animal crece progresivamente aumenta la fuerza necesaria en las músculos de las patas para soportar el peso al correr sobre el agua. En adultos solamente un 10% de la fuerza necesaria para mantenerse en el agua es aportada por las patas (Glasheen & McMahon 1996), es posible que esa fuerza no sea suficiente para sostener el propio peso (Alexander 2012), mientras que en juveniles la fuerza aportada por las patas corresponde a más del 60% de la fuerza total (Glasheen & McMahon 1996).

A pesar de que la longitud de la cola no tuvo efecto en la velocidad del sprint; se observa una tendencia a aumentar la velocidad conforme aumenta la longitud de la cola. Se ha notado que las especies de lagartijas que utilizan sprint bípedo para escapar de sus depredadores tienden a tener colas muy largas (Snyder 1949). Las lagartijas al aumentar la velocidad se levantan sobre sus patas producto de la aceleración, la cual hace que el centro de masa del cuerpo se coloque bien atrás y la fuerza caiga sobre sus patas traseras (Snyder 1949, 1952, Alexander 2012). Esto gracias a que sus colas largas funcionan como un torque o impulso a la hora de iniciar el movimiento (Irschick & Jayne 1998).

A pesar de esto, no se conoce bien el papel del tamaño de la cola en la locomoción bípeda acuática, aunque si se ha demostrado su papel en la estabilidad. La autotomía tiene un efecto negativo en la estabilidad de *B. basiliscus* (Snyder 1949, Laerm 1973). En lagartijas terrestres que utilizan locomoción bípeda la remoción de la cola tiene efecto en la disminución de la velocidad (Punzo 1982). Hsieh (2003) sugiere que lo que influye en la velocidad del sprint es el peso y no el tamaño de la cola, sus datos se basan en experimentos realizados con *B. plumifrons*. En esta especie la cola representa aproximadamente un 18% de la masa corporal y durante la locomoción acuática la cola se mantiene bajo el agua, la masa del fluido sobre la cola y la fricción de la piel ayudan a

mantener una postura rígida por lo tanto puede ayudar a generar un gran impulso a la hora de realizar esta locomoción (Hsieh 2003).

Se cree que el hecho de que la cola en los adultos se comprime lateralmente, puede ayudar en el empuje, sin embargo se desconoce si este empuje es suficiente para contrarrestar el aumento de masa en todo el cuerpo (Hsieh 2003). Es probable que no, dado el aumento desproporcional de peso y a la poca habilidad de los adultos para mantener la locomoción bípeda (Rand & Marx 1967, Savage 2002). En este trabajo no se tomó en cuenta el peso de la cola por cuestiones de logística, sin embargo la proporción de la cola respecto al largo total fue de 65%, por lo tanto podría tener una proporción similar en la masa corporal. Desafortunadamente, ni los datos disponibles en la literatura, ni los obtenidos en este experimento son suficientes para responder la pregunta del estudio. Por lo tanto, son necesarios más estudios para conocer el papel de la longitud de la cola en la velocidad del sprint bípedo de *B. basiliscus*.

Contrario a lo esperado, en este trabajo no se encontró relación entre la condición corporal, largo de la cola o el grosor del muslo y la velocidad del sprint, sin embargo es posible que se deba a la poca representatividad de tallas. Los rangos de longitud y masa corporal de los individuos de *B. basiliscus* capturados en este trabajo corresponden a medidas de principalmente juveniles, y difieren por mucho a la medidas reportadas por Savage (2002) para adultos de esta especie

. Es posible que el hecho de encontrar más juveniles se deba a la ecología de *B. basiliscus*, ya que los juveniles de *B. basiliscus* prefieren percharse a alturas de 20 cm del suelo, mientras que los adultos prefieren alturas mayores (Savage 2002). En campo se pudo comprobar esto, ya que los pocos individuos adultos observados si encontraron a mayores alturas por lo que se hizo difícil la captura, además de que se alertaban de la presencia del colector a distancias mayores que los juveniles. Esta puede ser una adaptación a la habilidad y velocidad de realizar el sprint, ya que juveniles al ser más hábiles podrían permitir distancias de acercamiento mayores.

Los resultados aquí obtenidos además pudieron haberse visto afectados por el sustrato en el que se realizaron los experimentos, ya que existen diferencias en la fisiología de la locomoción en diferentes superficies (Hsieh 2003). Los experimentos realizados por Snyder (1949) se realizaron en una pista con papel de lija para crear fricción, mientras que la pista utilizada en este experimento era resbaladiza. También se han encontrado diferencias en la zancada entre bipedalismo acuático y terrestre en *B. basiliscus* (Laerm 1973), las cuales se atribuyen principalmente a los requerimientos funcionales debido a la diferencia en las cualidades físicas y mecánicas del sustrato (Laerm 1973). Cuando las extremidades son retraídas hacia superficies rugosas o sólidas, el pie se mantiene en posición en el sustrato y el cuerpo se mueve hacia adelante, en el agua las extremidades tiene menos resistencia a la fricción en el movimiento, lo que disminuye la eficiencia relativa de la pierna como fuerza de propulsión (Laerm 1973). Esto además, podría explicar las velocidades mayores obtenidas de *B. basiliscus* en comparación con 1.6 m/s de *B. plumifrons* donde los experimentos se realizaron en al agua (Hsieh 2003).

En este estudio no pudimos comprobar el efecto que tienen los caracteres morfométricos medidos sobre la velocidad del sprint, además aun no es claro en la literatura el papel de algunas de las variables medidas sobre la locomoción bípeda de *B. basiliscus*. Por lo tanto, es importante repetir este estudio con condiciones más adecuadas para los basiliscus, y teniendo más representatividad de tallas.

Agradecimientos:

A Carolina Esquivel por su ayuda durante el planteamiento del proyecto, A Federico Bolaños por su ayuda con el análisis estadístico. A José Valverde, Sol Hidalgo, Fernanda Francis y Carolina Sheridan por su ayuda en el análisis y presentación de datos. Finalmente a todos los compañeros por sus comentarios sobre la metodología de los experimentos, trabajo de campo, y análisis de los videos.

Bibliografía

- Alexander, R.M. 2012. Locomotion of reptiles. *Herpetological Bulletin*: 121:1–5.
- Ballinger, R., J. Nietfeldt & J. Krupa. 1979. An experimental analysis of the role of the tail in attaining high running speed in *Cnemidophorus sexlineatus*. *Herpetologica* 35 (2): 114–116.
- Barden, A. 1943. Notes on the basilisk at Barro Colorado Island, Canal Zone. *Ecology* 24 (3):407–408.
- Glasheen, J.W. & T.A. McMahon. 1996. Size-dependence of water-running ability in basilisk lizards (*Basiliscus basiliscus*). *Journal of Experimental Biology* 199: 2611–2618.
- Hsieh, S.T. 2003. Three-dimensional hindlimb kinematics of water running in the plumed basilisk lizard (*Basiliscus plumifrons*). *Journal of Experimental Biology* 206: 4363–4377.
- Huey, R. B & P.E. Hertz. 1982. Effects of body size and slope on sprint speed of a lizard (*Stellio (Agama) stellio*). *Journal of Experimental Biology* 97: 401–409.
- Irschick, D.J. & B.C. Jayne. 1998. Effects of incline on speed, acceleration, body posture and hindlimb kinematics in two species of lizard *Callisaurus draconoides* and *Uma scoparia*. *Journal of Experimental Biology* 201: 273–287.
- Irschick, D.J. & B.C. Jayne. 1999. Comparative three-dimensional kinematics of the hindlimb for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. *Journal of Experimental Biology* 202: 1047–1065.
- Irschick, D.J. & B.C. Jayne. 2000. Size matters: ontogenetic variation in the three-dimensional kinematics of steady-speed locomotion in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Journal of Experimental Biology* 203: 2133–2148.
- Laerm, J. 1973. Aquatic bipedalism in the basilisk lizard: The analysis of an adaptive. *American Midland Naturalist* 89(2): 314–333.
- Marsh, R.L. & A.F. Bennett. 1985. Thermal dependence of isotonic contractile properties of skeletal muscle and sprint performance of the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Journal of Comparative Physiology B* 155: 541–551.
- Punzo, F. 1982. Tail autotomy and running speed in the lizards *Cophosaurus texanus* and *Uma notata*. *Journal of Herpetology* 16(3): 329–331.
- Rand, S. & H. Marx. 1967. Running speed of the lizard *Basiliscus basiliscus* on Water. *Cope* 1967: 230–233.
- Savage, J.M. 2002. *Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between Two Continents between Two Seas*. University of Chicago Press, Chicago.

- Snyder, R.C. 1949. Bipedal locomotion of the lizard *Basiliscus basiliscus*. *Copeia* 1949(2): 129–137.
- Snyder, R.C. 1952. Quadrupedal and bipedal locomotion of lizards. *Copeia* 1952(2): 64–70.
- Van Denvender, R. W. 1991. *Basiliscus basiliscus* (Chisbala, Garrobo, Basilisk, Jesus Christ Lizard), pp. 384-385 *In*: Janzen, D. H., (ed). *Historia Natural de Costa Rica*. 1 ed. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José.
- Vitt, L.J. & J.P. Caldwell. 2014. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 4th ed. Elsevier, London.

Figuras

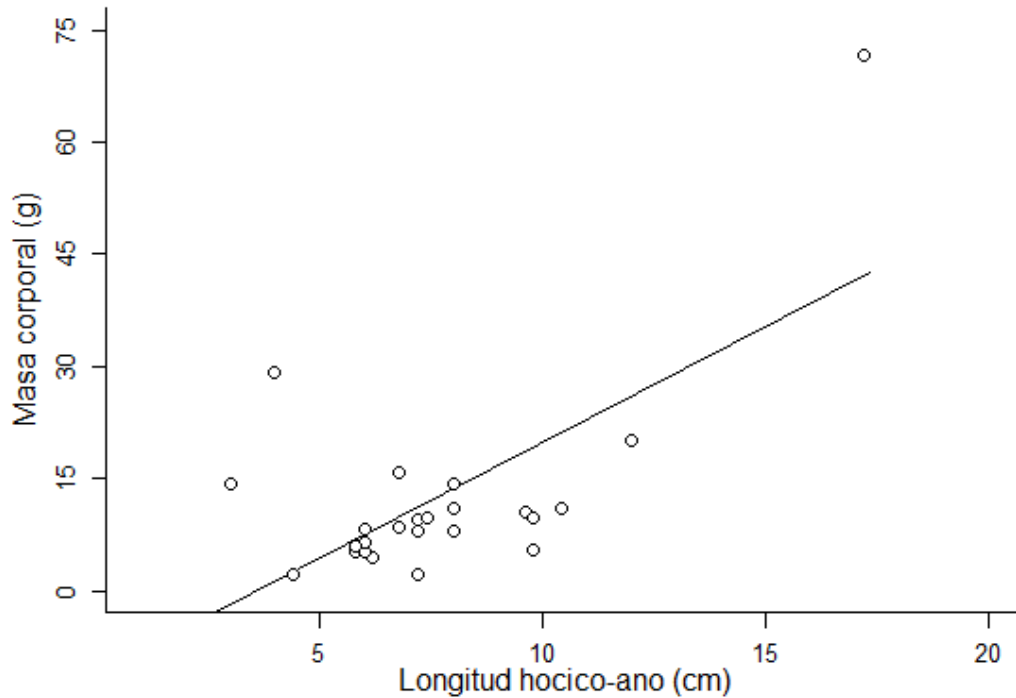


Figura 1. Condición corporal de los individuos de *Basiliscus basiliscus* utilizados en los experimentos. La condición corporal se expresa como la relación entre la masa corporal y la longitud hocico-ano.

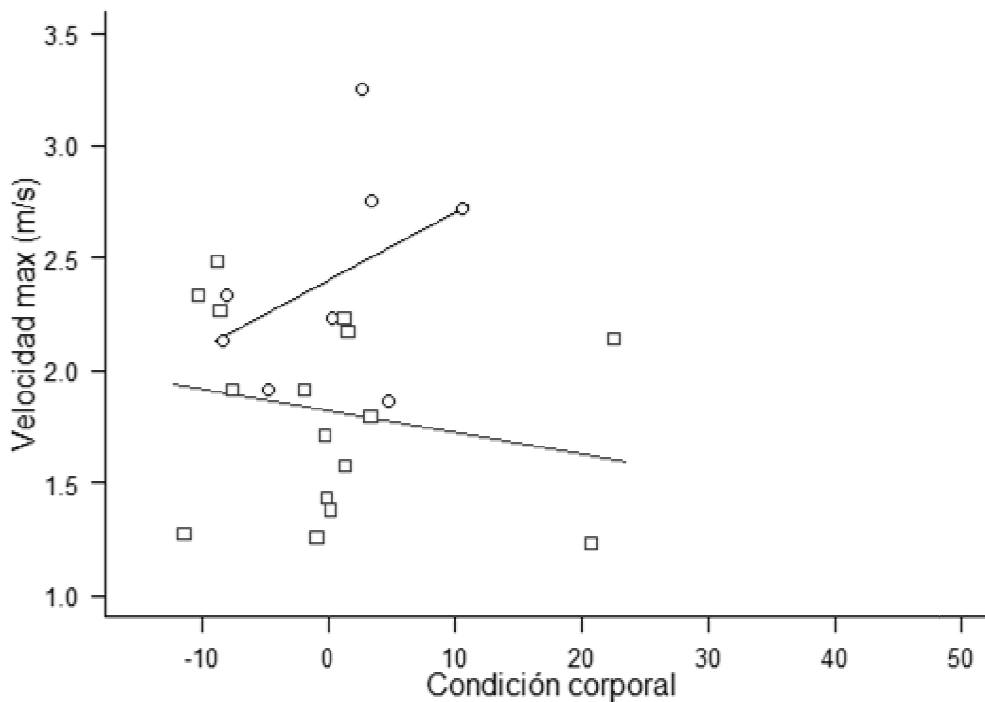


Figura 2. Relación en la condición corporal y la velocidad del sprint de *Basiliscus basiliscus*. La condición corporal no explicó la variación en la velocidad. Círculos: sol, cuadros: sombra.

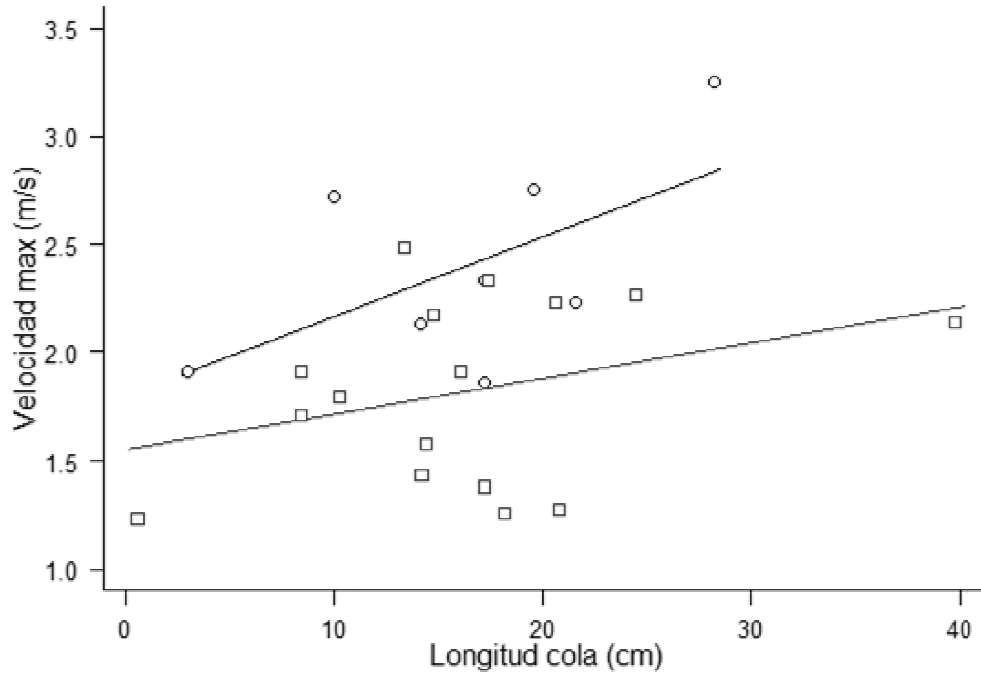


Figura 3. Relación entre la longitud de la cola y la velocidad del sprint de *Basiliscus basiliscus*. La longitud de la cola no explicó la variación en la. Círculos: sol, cuadros: sombra.

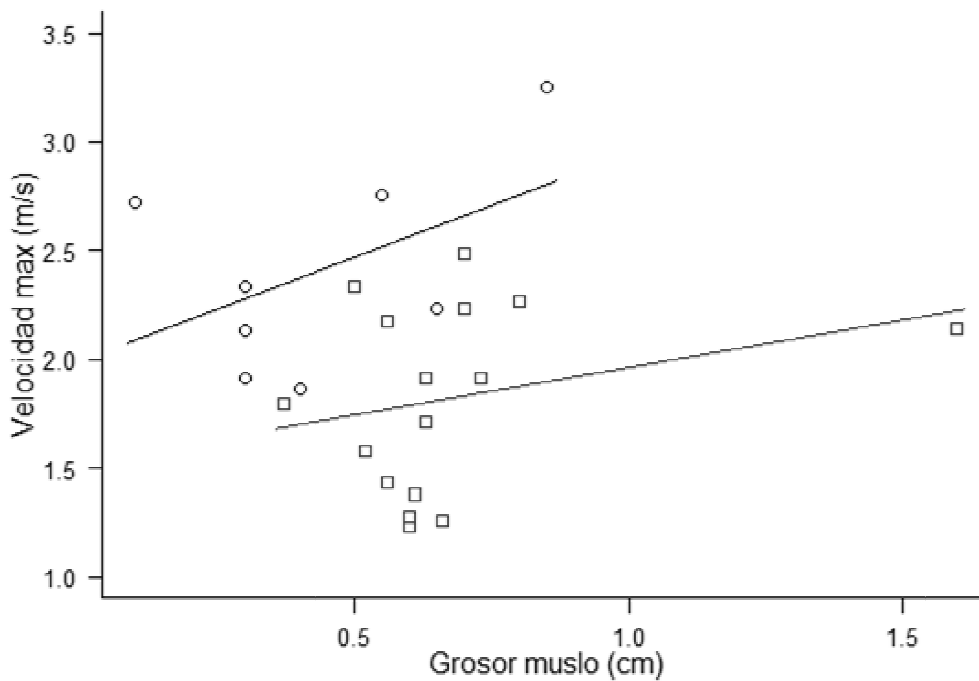


Figura 4. Relación entre el grosor del muslo y la velocidad del sprint de *Basiliscus basiliscus*. El grosor del muslo no explicó la variación en la velocidad. Círculos: sol, Cuadros: sombra.

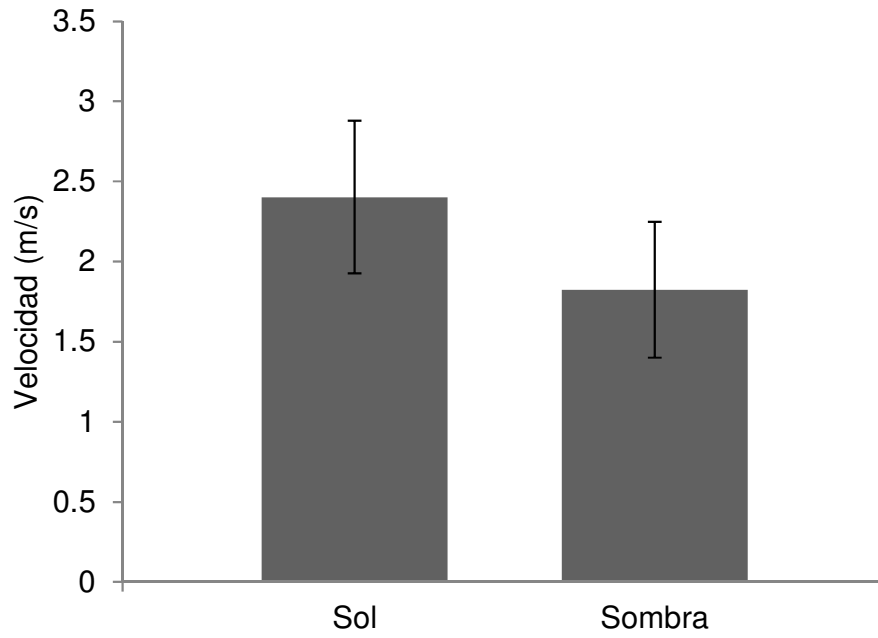


Figura 5. Promedio (\pm desv. est) de la velocidad del sprint de *Basiliscus basiliscus* en los dos tratamientos.

Ajuste del área de captura en telas de dos especies de *Leucauge* (Aranea: Tetragnathidae)

Francinie Guido-Solano

Coordinador: Gilbert Barrantes

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; fran.105.gs@gmail.com

Las redes orbiculares son el producto de la integración de la cognición, el comportamiento y la ecología de las arañas que las construyen. Variaciones en el diseño y el tamaño de las telas están relacionadas con el tamaño del individuo y la flexibilidad adaptativa que le permite ajustar su tela a la forma y dimensión del espacio disponible para construirla. En este estudio se evaluó si el tamaño del área de captura de *Leucauge* sp. y *L. argyra* se relacionan con la longitud del prosoma, la longitud promedio de los puntos de anclaje el radio de mayor longitud, y el número de espirales. Los resultados indican que el área de captura de *Leucauge* sp. presenta una mayor variabilidad que el área de captura de *L. argyra* y se ve influenciada solamente por la longitud promedio de los puntos de anclaje, mientras que en *L. argyra* el área de captura parece relacionarse solamente con el radio de mayor longitud. Esto sugiere que: (1) *Leucauge* sp. es capaz de medir el tamaño y forma del espacio disponible para construir el área de captura y ajustarla a esa dimensión, (2) el área de captura óptima de *L. argyra* está determinada por la longitud del radio de mayor tamaño y no necesariamente por el espacio que proporcionan los hilos de anclaje, y (3) la longitud del prosoma por sí sola no es un buen estimador del área de captura.

Palabras clave: aracnofauna, diseño de red, tela orbicular.

En las arañas, las telas no constituyen solamente una herramienta para capturar presas, sino que son el producto de la integración de la morfología, el sistema nervioso, el comportamiento, y la ecología (Vollrath & Selden 2007). En este sentido, las telas orbiculares son comunes y accesibles (Vollrath & Selden 2007), por lo que han generado importante información respecto a su estructura, función, evolución y filogenia (Eberhard 1990, Vollrath & Selden 2007, Harmer et al. 2010, Sensenig et al. 2010, Barrantes & Eberhard 2012, Eberhard & Barrantes 2015).

Las telas orbiculares consisten en una rueda de seda con hebras radiales cruzadas por espirales de seda elástica y pegajosa, y que en conjunto, están suspendidas en la vegetación a partir de unas pocas líneas de anclaje (Vollrath & Selden 2007). Variaciones en el diseño y la dimensión de las telas orbiculares pueden estar correlacionadas con el tamaño y la forma del espacio disponible para la construcción (Vollrath et al. 1997, Krink & Vollrath 2000, Barrantes & Eberhard 2012), el hábitat, la gravedad, la cantidad de seda producida (Sensenig et al. 2010), y experiencias previas de captura (Herberstein et al. 2000, Blamires et al. 2010).

Respecto al uso del espacio disponible para la construcción de redes orbiculares, se ha demostrado en varias especies que el reajuste dimensional de las telas es producto de la flexibilidad adaptativa de los individuos en respuesta a la variación espacial y morfológica de potenciales sitios de construcción (Schuck-Paim 2000, Heiling & Herberstein 2000, Bonte et al., Barrantes & Eberhard 2012). Barrantes & Eberhard (2012) demostraron que las hembras adultas de *Leucauge argyra* (Walckenaer 1841), cuando se exponen a ambientes artificiales de espacio reducido, ajustan distintos aspectos del diseño de la tela como: el área de captura, la longitud del radio más largo, y el número de espirales, entre otros. A partir de esto se planteó la pregunta: ¿en un ambiente natural

ocurre un ajuste del área de captura a partir del espacio proporcionado por los puntos de anclaje?

En este trabajo se hipotetiza que, la longitud promedio de los puntos de anclaje, el radio de mayor longitud y el tamaño de la araña determinan el espacio del área de captura en *Leucauge* sp. y *L. argyra*, por lo que se espera que el área de captura para ambas especies aumente con una mayor longitud promedio de los puntos de anclaje y que aumente gradualmente con el tamaño del individuo hasta alcanzar una asíntota.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio. – Este trabajo se realizó en una plantación privada de palma aceitera en Agua Buena, Rincón de Osa, Puntarenas (N 08°41'03.2", W 083°29'11.1", 47 m.s.n.m). El suelo de esta plantación se encuentra cubierto principalmente por pastizal con parches de helechos y *Selaginella* sp.

Especies de estudio. – El género neotropical *Leucauge* (White 1841) comprende un grupo de arañas territoriales y permanentemente sociales que construyen telas orbiculares, caracterizándose además, por presentar un prominente parche blanco en el abdomen y líneas plateadas longitudinales (Solomon *et al.* 2010). *L. argyra* (Walckenaer 1841) es una especie común en zonas bajas y húmedas de Costa Rica que construye telas horizontales sobre vegetación del sotobosque (Eberhard 2001). Además de *L. argyra*, se tomaron datos de *Leucauge* sp. que aún no ha sido descrita, sin embargo se distingue de *L. argyra* por presentar una coloración rojiza en el abdomen y ser de menor tamaño.

Diseño experimental. –Dentro de la plantación de palma se buscaron telas con hembras adultas de *Leucauge* sp. y *L. argyra*, a cada tela se le midió la longitud de los puntos de anclaje utilizando una cinta métrica. Además, se tomaron fotografías al área de captura y del cuerpo de la araña. Utilizando ImageJ 1.51, se midió la longitud del prosoma de cada araña, el radio de mayor longitud de cada tela, el número de vueltas de espiral atravesando el radio de mayor longitud, y el área de captura. Las telas con machos de estas especies no fueron tomadas en cuenta para el estudio, dado que, los machos no construyen telas y suelen usurpar aquellas que han sido construidas por hembras inmaduras (Barrantes com. pers.), por lo que no es posible determinar si el tamaño de la araña se relaciona con la tela en la que se encuentra.

Análisis Estadístico. – Para estimar la relación entre la media del área de captura de cada especie de *Leucauge* y su variabilidad se calcularon coeficientes de variación. Para determinar si la longitud promedio de los puntos de anclaje de la tela, el radio de mayor longitud, el número de espirales, y la longitud del prosoma de la araña se relacionan con el área de captura, se realizaron modelos de regresión lineal utilizando el paquete estadístico R-3.2.2. Los datos utilizados en los modelos de regresión lineal fueron transformados utilizando raíz cuadrada en el caso del área de captura, y con \log_{10} para las mediciones de la tela y prosoma con el fin de obtener una distribución normal de los residuos.

Resultados

Las telas de *Leucauge argyra* poseen áreas de captura (media = 539.95 cm², CV = 32.87, $n = 21$) de mayor tamaño que las áreas de captura en *Leucauge* sp. (media = 296.41 cm², CV = 53.27, $n = 27$). El prosoma de *L. argyra* tiene una longitud de 2.50 ± 0.87 mm y en *Leucauge* sp. es de 2.11 ± 1.00 mm.

Los resultados indican que el área de captura no se relaciona con la longitud del prosoma de *L. argyra* ($F = 0.23$, $gl = 19$, $p = 0.64$) ni de *Leucauge* sp. ($F = 0.03$, $gl = 25$, $p = 0.86$). Mientras que la longitud promedio de los puntos de anclaje no influye en la dimensión del área de captura construida por *L. argyra* ($F = 0.48$, $gl = 19$, $p = 0.50$), el área de captura de *Leucauge* sp. aumenta en relación con el promedio de la longitud de los puntos de anclaje ($F = 6.71$, $gl = 25$, $p = 0.02$) (Fig. 1). El área de captura de *L. argyra* se ve influenciada por el radio de mayor longitud de forma positiva ($F = 9.97$, $gl = 19$, $p = 0.01$) (Fig. 2), pero no es este el caso para *Leucauge* sp. ($F = 0.95$, $gl = 19$, $p = 0.34$). Además, el número de espirales que atraviesan el radio de mayor longitud no tienen efecto alguno en el tamaño del área de captura de *L. argyra* ($F = 0.18$, $gl = 19$, $p = 0.68$) ni de *Leucauge* sp. ($F = 0.44$, $gl = 25$, $p = 0.51$).

Discusión

Los resultados sugieren que el área de captura de *Leucauge* sp. presenta una mayor variabilidad y que puede ajustar su dimensión según la longitud promedio de los puntos de anclaje, cumpliéndose en este caso la hipótesis de que el área de captura aumenta con un incremento en la longitud promedio de los puntos de anclaje. Por otro lado, parece que el área de captura de *Leucauge* sp. no se ve afectada por los demás aspectos de la tela que fueron tomados en cuenta para este estudio. A pesar de que se han realizado investigaciones similares en otras especies de *Leucauge* (Barrantes & Eberhard 2012, Eberhard 2012), esta especie en particular aún no ha sido descrita, por lo que existen vacíos de información respecto a su comportamiento durante la construcción de las redes que podrían ayudar a comprender mejor el diseño de la tela y los mecanismos de su construcción. Sin embargo, la relación que existe entre el área de captura y la longitud de los puntos de anclaje podría ser producto de la capacidad que tienen las arañas de medir el tamaño y forma del espacio en el que construyen (Krink & Vollrath 2000).

Por otro lado, el área de captura de *L. argyra* es menos variable que la de *Leucauge* sp. y se ve influenciada solamente por el radio de mayor longitud. Dado que en las telas orbiculares los radios son las estructuras que se construyen después de las líneas de anclaje que forman el marco (Eberhard 1982), es posible que en ambientes naturales el área de captura óptima esté determinada por la longitud del radio de mayor tamaño y no necesariamente por el espacio que proporcionan los hilos de anclaje (Heiling & Herberstein 2000).

Aunque se esperaba que arañas con mayor longitud de prosoma construyeran áreas de captura de mayor tamaño, no fue este el caso para *Leucauge* sp. y *L. argyra*. Sin embargo, se ha reportado que en *L. mariana* el tamaño del cefalotórax no está correlacionado con el tamaño del área de captura, sino que, el tamaño del prosoma y el peso en conjunto se correlacionan de forma moderada con el área total de la tela (Eberhard 1988). Esto sugiere que la longitud del prosoma por sí sola no es buena estimadora del área de captura.

En conclusión, el espacio disponible para la potencial construcción del área de captura está influenciado por diferentes elementos de la tela para cada especie. En el caso de *Leucauge* sp. son los puntos de anclaje que en conjunto determinan este espacio, mientras que para *L. argyra* es el radio de mayor tamaño. Se sugiere en este tipo de estudio, incluir mediciones del número de radios, la distancia entre radios, la distancia entre cada vuelta de espiral y la inclinación de la tela para comprender mejor su diseño y la interacción entre las medidas de estos elementos de la red.

Agradecimientos

Se agradece a los compañeros de Biología de Campo 2017, por participar en la toma de datos y a quienes colaboraron en su análisis. También se agradece a Gilbert Barrantes, coordinador del proyecto, por su ayuda con el diseño experimental. Finalmente a los coordinadores del curso por sus aportes para mejorar este estudio.

Bibliografía

- Bonte, D., K. Lanckacker, E. Wiersma & L. Lens. 2008. Web building flexibility of an orb-web spider in a heterogeneous agricultural landscape. *Ecography*, 31: 646-653.
- Barrantes, G. & W. G. Eberhard. 2012. Extreme Behavioral Adjustments by an Orb-Web Spider to Restricted Spaces. *Ethology*, 118: 438-449.
- Eberhard, W.G. 1982. Behavioral characters for the higher classification of orb-weaving spiders. *Evolution* 36:1067–1095.
- 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*, 295-302.
- Eberhard, W. G. 1990. Function and phylogeny of spider webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 341-372.
- 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.
- Eberhard, W. G. (2012). Cues guiding placement of the first loop of the sticky spiral in orbs of *Micrathena duodecimspinosa* (Araneidae) and *Leucauge mariana* (Tetragnathidae). *Arachnology*, 15: 224-227.
- Eberhard, W. G. & G. Barrantes. 2015. Cues guiding ulborid construction behavior support orb web monophyly. *Journal of Arachnology*, 43: 371-387.
- Heiling, A. M., & Herberstein, M. E. (1999). The role of experience in web-building spiders (Araneidae). *Animal Cognition*, 2: 171-177.
- Heiling, A. M. & M. E. Herberstein, 2000. Interpretations of orb-web variability: a review of past and current ideas. *Ekologia Bratislava*, 19: 97–106.
- Harmer, A. M., T. A. Blackledge, J. S. Madin, & M. E. Herberstein, 2010. High-performance spider webs: integrating biomechanics, ecology and behaviour. *Journal of the Royal Society Interface*, rsif20100454.
- Krink, T. & Vollrath F. 2000. Optimal area use in orb webs of the spider *Araneus diadematus*. *Naturwissenschaften* 87: 90–93.
- Salomon, M., C. Sponarski, Larocque, A. & L. Avilés. 2010. Social organization of the colonial spider *Leucauge* sp. in the Neotropics: vertical stratification within colonies. *Journal of Arachnology*, 38: 446-451.
- Schuck-Paim, C. 2000. Orb-webs as extended-phenotypes: web design and size assessment in contests between *Nephilengys cruentata* females (Araneae: Tetragnathidae). *Behaviour*, 137: 1331-1347.
- Sensenig, A., I. Agnarsson, & T. A. Blackledge. 2010. Behavioural and biomaterial coevolution in spider orb webs. *Journal of evolutionary biology*, 23: 1839-1856.

Vollrath, F., M. Downes & S. Krackow. 1997. Design variability in web geometry of an orb-weaving spider. *Physiology & Behaviour*, 62:735–43.

Vollrath, F. & P. Selden. 2007. The role of behavior in the evolution of spiders, silks, and webs. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38: 819-846.

Cuadros y figuras

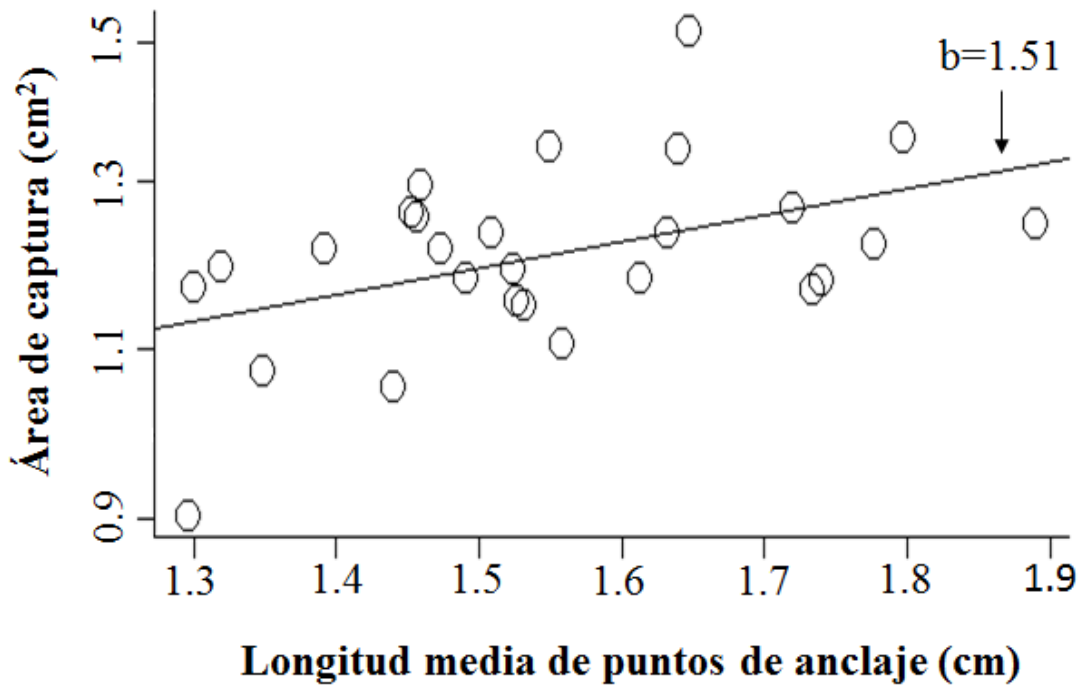


Figura 1. Relación del área de captura y longitud media de los puntos de anclaje de *Leucauge* sp. Los datos del área se transformaron con raíz cuadrada y posteriormente con \log_{10} , la longitud media de los puntos de anclaje también fue transformada con \log_{10} . ($R^2=0.15$).

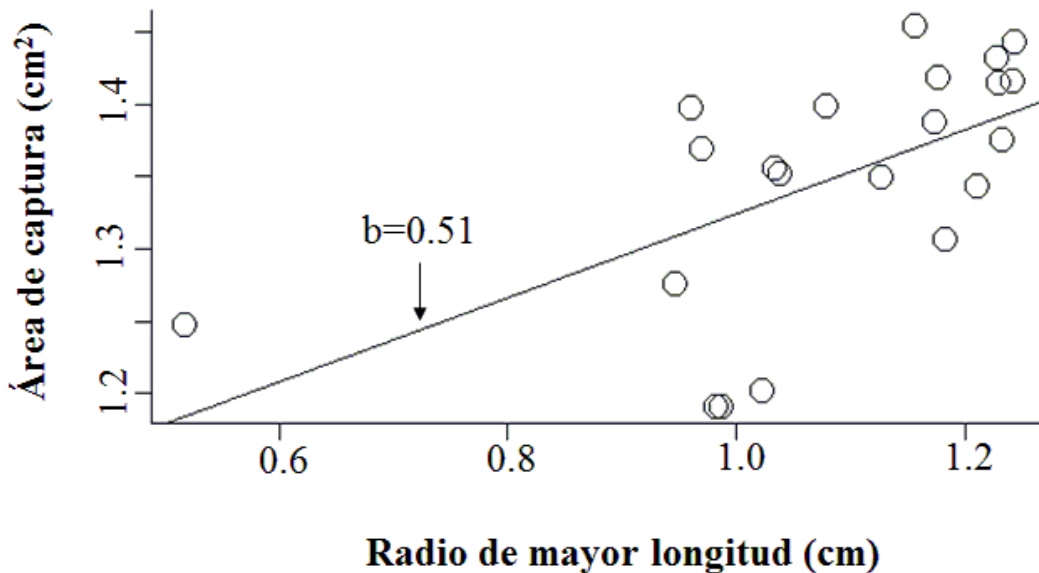


Figura 2. Relación del área de captura y el radio de mayor longitud de *Leucauge argyra*. Los datos del área se transformaron con raíz cuadrada y posteriormente con \log_{10} , la longitud media de los puntos de anclaje también fue transformada con \log_{10} . ($R^2=0.43$).

Efecto del colector sobre la evaluación del índice biótico Biological Monitoring Working Party adaptado para Costa Rica (BMWP-CR)

María del Sol Hidalgo-Díaz

Coordinadora: Monika Springer

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; mariadelsol.hidalgo@ucr.ac.cr

El uso de índices bióticos basados en la presencia de macroinvertebrados acuáticos presentan muchas ventajas. El índice BMWP es el más utilizado y ha sido adaptado para Costa Rica, si es el propuesto a nivel nacional, aunque se ha determinado que está afectado por varios factores como el tiempo y la metodología. El objetivo de del presente estudio es determinar el efecto de la experiencia del colector sobre el resultado del índice BMWP-CR y la riqueza taxonómica, en dos sitios con diferente grado de alteración antropogénica. Se encontró que la experiencia si tuvo influencia sobre el índice BMWP-CR y la riqueza taxonómica, para el sitio con poco impacto. Donde los colectores experimentados tuvieron índices más altos y mayor cantidad de familias. Sin embargo no es el único factor influyente sobre la capacidad del colector. Además la variabilidad del índice fue mayor en el grupo de colectores inexperimentados, lo que apunta a la necesidad de contar con protocolos y capacitaciones establecidas para contar con cierta estandarización en el proceso, ya que estos estudios de monitoreo de calidad del agua seguirá cobrando más importancia en el país y la región.

Palabras clave: macroinvertebrados, ecosistemas acuáticos, índices bióticos, bioindicadores, muestreo.

Los ecosistemas acuáticos continentales son los que han sufrido más los impactos causados por la actividad humana, por lo que estudios de la biología y ecología de estos ecosistemas son importantes, ya que pueden dar a conocer el estado de eutroficación (Roldán 1996). El uso de macroinvertebrados como indicadores de la calidad de agua constituye una herramienta útil y de bajo costo, tienen una distribución geográfica y ambiental amplia, gran diversidad taxonómica, son relativamente sedentarios, con largos ciclos de vida, por lo que es un método ampliamente en la actualidad (Springer *et al.* 2010). Y debido a estas características el uso de macroinvertebrados bentónicos en biomonitoreo tiene la ventaja de que detectan cambios en calidad de agua que ocurren mucho antes del muestreo (Stein *et al.* 2008)

Los taxones poseen una amplia gama de requisitos para colonizar el hábitat, cuya diferencia se basa en los grados de tolerancia a diversos factores (concentración de oxígeno disuelto, pH, iones metálicos, etc.), los índices bióticos asocian a los taxones presentes (familia, género, especie) con un valor numérico según su nivel de tolerancia y son ampliamente utilizados en la evaluación de la calidad biológica de ríos (Roldán 1999, Springer *et al.* 2010). El uso de macroinvertebrados bentónicos como indicadores cualitativos en la clasificación de sistemas de agua dulce aumento en muchas regiones del mundo (Roldán 2003). Un índice ampliamente utilizado y adaptado en varios países de Latinoamérica es el Biological Monitoring Working Party (BMWP), desarrollado originalmente para Inglaterra por Alba-Tercedor & Sánchez-Ortega (1988).

En Costa Rica, dentro del “Reglamento para la evaluación y clasificación de la calidad de aguas superficiales” en el Decreto Ejecutivo No. 33903-S-MINAE de la Propuesta de Ley del Recurso Hídrico (MINAE 2007) se contempla el uso de bioindicadores como complemento al método fisicoquímico y se propone el índice BMWP-CR (adaptado para

Costa Rica del BMWP). Se han elaborado guías que incluyen instrucciones sobre la aplicación del índice BMWP-CR y constituyen material valioso (Springer *et al.* 2007). Sin embargo, existe mucha discusión sobre la metodología más adecuada y la falta de protocolos. Y existen estudios que muestran la importancia de continuar evaluando los factores que pueden influenciar los resultados del índice, como el tiempo (Maue & Springer 2008), el esfuerzo (Gartzia *et al.* 2015) y el método de muestreo (Stein *et al.* 2008, Gutiérrez-Fonseca 2014).

La capacitación y experiencia del colector en el muestreo de macroinvertebrados acuáticos puede ser otro factor que influya en el resultado en la clasificación de un río según el índice BMWP-CR. Se han realizado cursos de capacitación a diferentes entidades gubernamentales y al sector académico, tanto en Costa Rica como en otros países de América Central (Springer *et al.* 2010), sin embargo no existe una capacitación obligatoria para realizar este tipo de estudios, lo cual sumado a la falta de protocolos puede introducir error al resultado del índice. El objetivo del presente estudio es determinar el efecto de la experiencia del colector trabajando con macroinvertebrados bentónicos sobre el resultado del índice BMWP-CR y la riqueza taxonómica, en dos quebradas con diferente grado de alteración antropogénica.

Materiales y Métodos

Sitio.- El muestreo se realizó del 17 al 19 de Enero del 2017 en la comunidad de El Campo, Osa, provincia de Puntarenas, Costa Rica (8°42'1.60"N, 83°30'50.40"W; 70 msnm), aproximadamente 31 msnm, y se mantuvo un tiempo soleado sin precipitaciones. El muestreo se realizó en dos sitios: una quebrada con alto impacto (alterado) y otra con poco impacto antropogénico (bosque).

Muestreo.- Se contó con ocho colectores con experiencia y ocho colectores no experimentados. Se tomó como experiencia el haber trabajado anteriormente con macroinvertebrados acuáticos, al menos una vez. Cada uno realizó un muestreo independiente de los dos sitios escogidos. Se realizó un muestreo directo siguiendo los lineamientos de la metodología de muestreo definidas en el art. 13, capítulo V del "Reglamento para la evaluación y clasificación de la calidad de aguas superficiales". En el cual especifica el tiempo total de muestreo de 120 min, el uso de una red de mano con malla de 500 μ m y apertura de 20 a 25 cm, desplazamiento a través de los diferentes microhábitats y removiendo el fondo, y preservación del material en etanol 70% (MINAE 2007).

Identificación.- El material colectado se identificó a nivel de orden y familia, cuando fue posible, usando guías de identificación (Springer *et al.* 2010, Roldán 1996) y criterio de la experta Monika Springer.

BMWP.- Se determinó el índice BMWP-CR para ambos sitios de muestreo por colector. El BMWP-CR utiliza el nivel taxonómico de familia y asigna lugares de uno a seis categorías basados en el valor del índice: excelente calidad de agua (> 120), buena calidad de agua (101-120), regular calidad de agua con algo de contaminación (61-100), mala calidad de agua (36-60), mala calidad de agua con alto nivel de contaminación (16-35), y muy mala calidad de agua (<15) (MINAE 2007).

Análisis.- Se utilizó un ANOVA de dos colas para determinar si el índice y la riqueza taxonómica variaban con la experiencia del colector. Y se realizó una prueba de *t*-pareada para determinar que no existirá efecto del primero sitio de muestreo. Los análisis de hicieron usando el software libre R (R Development Core Team 2016).

Resultados

En el sitio con alto impacto antropogénico (alterado) la composición taxonómica de macroinvertebrados pertenecen a 15 órdenes y 54 familias, y en el sitio con bajo impacto antropogénico (bosque) a 15 órdenes y 55 familias (Cuadro 1). El índice BMWP-CR, tomando en cuenta el total de macroinvertebrados acuáticos colectados para cada sitio, ambos sitios tienen una excelente calidad de agua (Cuadro 2).

Se encontró que para el sitio alterado el índice BMWP-CR ($F= 3.47$, $N= 8$, $p= 0.09$) y la cantidad de familias encontradas ($F= 3.64$, $N= 8$, $p= 0.08$) no varían con la experiencia del colector (Figs. 1 y 2). Sin embargo, lo contrario se encontró en bosque, el índice BMWP-CR ($F= 5.54$, $N= 8$, $p= 0.04$) y la cantidad de familias ($F= 6.31$, $N= 8$, $p= 0.03$) valores fueron mayores para el grupo con experiencia (Figs. 3 y 4). Se observó que la variación del índice BMWP fue mayor para el grupo sin experiencia que para el grupo con experiencia, en ambos sitios de estudio (Figs. 1 y 3). Además no se encontró efecto del primer muestreo sobre el segundo en el resultado del índice ($t=-0.40$, $N= 8$, $p= 0,70$).

Discusión

En general, se encontró gran riqueza de especies en ambos sitios de muestreo y en realidad los resultados arrojan que ambos sitios presentaban excelente calidad de agua. Para el sitio con poco impacto antropogénico se observó que la experiencia del colector sí tiene influencia sobre el índice biótico BMWP-CR y la riqueza, donde los colectores con experiencia reportaron mayor cantidad de familias y un índice más alto. Es decir, que la experiencia y conocimientos previos sí tienen influencia en la capacidad del colector de buscar y detectar ciertos taxones. La sensibilidad del índice BMWP-CR también depende del equipo usado y la intensidad de muestreo (Gutiérrez-Fonseca & Lorion 2014) y se ha encontrado mayor abundancia de macroinvertebrados bentónicos usando un colador de cocina comparado con una red Surber (Paaby *et al.* 1998). Sin embargo el colador de cocina es un método cualitativo altamente dependiente de la experiencia del operador y puede ser usado para muestrear una gran variedad de hábitats, sobre todo si son hábitats con poca corriente (Gutiérrez-Fonseca & Lorion 2014).

La riqueza encontrada en los sitios también pudo estar influenciada por el método de separación de muestras, el cual se realizó en el campo y es la técnica más usada en biomonitoreo. En un estudio anterior en ríos de Costa Rica se observó mayor abundancia y la riqueza taxonómica en las muestras que fueron separadas en el campo comparado con las muestras que se separaron en el laboratorio (Maue & Springer 2008). Además de la experiencia existen características intrínsecas del colector que pueden afectar el resultado del índice, como detallismo, y características intrínsecas del hábitat, que pudieron afectar que sí se encontrara efecto de la experiencia en el sitio con poco impacto antropogénico pero no en el sitio de alto impacto antropogénico. Las características específicas del sitio y la experiencia del colector tienen gran importancia en los resultados del biomonitoreo usando técnicas cualitativas (Gutiérrez-Fonseca & Lorion 2014, Maue & Springer 2008).

Es importante destacar que la variación de los resultados fue mayor dentro del grupo de colectores inexperimentados, en comparación con el grupo de experimentados (Figs. 1 y 3). Por lo que la experiencia y capacitación en biomonitoreo pueden proveer cierto rango de confianza. Asimismo, se debe mantener precaución en aplicar estos índices para evaluar condiciones de perturbación diferentes para las que fueron diseñados (contaminación orgánica) ya que las tolerancias de los grupos suelen ser diferentes e

incluso desconocidos. En este sentido, la determinación de los niveles de tolerancia de las familias neotropicales ha sido principalmente realizada en base a la experiencia previa de los expertos más que a un estudio detallado de sus umbrales de adaptación a las variables abióticas críticas. Hay géneros ampliamente distribuidos, los cuales presentan distintos tipos de adaptaciones al medio donde se encuentran (alta especiación) lo cual hace que su rango de tolerancia varíe ampliamente y al considerar un valor medio, para el género o familia este podría no reflejar la calidad ecológica real del río (Jacobsen *et al.* 1997, Tomanova & Tedesco 2007).

En conclusión, el uso de bioindicadores debe ir acompañado por estudios fisicoquímicos. La experiencia del colector puede influir en el resultado del índice BMWP, pero no es el único factor que debe tomarse en cuenta, además los colectores sin experiencia presentan mayor variación del índice. Por lo que es necesario establecer protocolos y capacitaciones para realizar este tipo de muestreos, especialmente para realizar Estudios de Impacto Ambiental (EslA), ya que el uso de indicadores biológicos en los estudios de monitoreo de calidad del agua seguirá cobrando más importancia en el país, por lo que es necesario el trabajo interinstitucional e interdisciplinario entre entes gubernamentales y otros actores involucrados en el manejo del recurso hídrico.

Bibliografía

- Alba-Tercedor, J. 1996. Macroinvertebrados acuáticos y calidad de las aguas de los ríos. IV Simposio del Agua en Andalucía (SIAGA). *Almeria*, 2, 203-213.
- Gartzia De Kikuña, B., López, E., Leonardo, J. M., Arrate, J., Martínez, A., Agiree, A. & Manzanos A. 2015. Reduction of sampling effort assessing macroinvertebrate assemblages for biomonitoring of rivers. *Managt. Aquatic Ecosyst.* 4016: 08.
- Gutierrez-Fonseca, P. & Lorion, C. M. 2014. Application of the BMWP-Costa Rica biotic index in aquatic biomonitoring: sensitivity to collection method and sampling intensity. *Rev. Biol. Trop.* 62 (2): 275-289
- Jacobsen, D.; R. Schultz & A. Encalada. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwat. Biol.* 38: 247- 261.
- Maue, T., & Springer, M. 2008. Effect of methodology and sampling time on the taxa richness of aquatic macroinvertebrates and water quality index from three tropical rivers, Costa Rica. *Revista Biología Tropical*, 56 (Supl. 4), 275-289.
- Ministerio de Ambiente y Energía. 2007. Reglamento para la evaluación y clasificación de la calidad de cuerpos de agua superficiales. Decreto, No. 33903, La Gasetta no. 178. San José, Costa Rica
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roldán, G. 1996. Guía para el estudio de macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquía. Primera reimpresión. Presencia Ltda. Colciencias, Universidad de Antioquia, Bogotá – Colombia.
- Roldán, G. 1999. Los Macroinvertebrados y su Valor como Indicadores de la Calidad de Agua. Departamento de Biología. Universidad de Antioquia, Medellín - Colombia.
- Springer, M., Ramírez, A., & Hanson, P. (Eds). 2010. Macroinvertebrados de Agua Dulce de Costa Rica I. *Revista Biología Tropical*, 58, 3-240.

- Stein, H., Springer M., & Kohlmann, B. 2008. Comparison of two sampling methods for biomonitoring using aquatic macroinvertebrates in the Dos Novillos River, Costa Rica. *Ecological Engineering*, 34, 267-275.
- Tomanova, S. & P. A. Tedesco. 2007. Tamaño corporal, tolerancia ecológica y potencial de bioindicación de la calidad del agua de *Anacroneuria* spp. (Plecoptera: Perlidae) en América del Sur. *Rev. Biol. Trop.* 55: 67-81.

Cuadros y Figuras

Cuadro 1. Puntaje para cada familia de macroinvertebrados acuáticos, según el índice BMWP-CR, colectados en dos sitios con distinto impacto antropogénico.

| Orden | Familia | Puntaje | Alterado | Bosque |
|---------------|--------------------|---------|----------|--------|
| Acari | Acari_indet | 0 | | X |
| Acari | Hydracarina | 4 | X | |
| Blatodea | Blaberidae | 8 | X | X |
| Coleoptera | Atyidae | 5 | X | X |
| Coleoptera | Dryopidae | 5 | X | |
| Coleoptera | Dytiscidae | 4 | X | X |
| Coleoptera | Elmidae | 5 | X | X |
| Coleoptera | Empididae | 4 | X | |
| Coleoptera | Gyrinidae | 4 | X | X |
| Coleoptera | Hydrophilidae | 3 | X | X |
| Coleoptera | Psephenidae | 7 | X | X |
| Coleoptera | Ptilodactylidae | 7 | X | X |
| Coleoptera | Scirtidae | 4 | | X |
| Coleoptera | Staphylinidae | 4 | X | X |
| Collembola | Collembola_indet | 0 | X | X |
| Decapoda | Palaemonidae | 5 | X | X |
| Decapoda | Pseudothelphusidae | 5 | X | |
| Diptera | Ceratopogonidae | 4 | X | X |
| Diptera | Chironomidae | 2 | X | X |
| Diptera | Culicidae | 2 | X | X |
| Diptera | Dixidae | | X | X |
| Diptera | Psychodidae | 3 | X | X |
| Diptera | Simuliidae | 4 | X | X |
| Diptera | Stratiomyidae | 4 | X | X |
| Diptera | Tipulidae | 4 | X | X |
| Ephemeroptera | Baetidae | 5 | X | X |
| Ephemeroptera | Leptohyphidae | 5 | X | X |
| Ephemeroptera | Leptophlebiidae | 8 | X | X |
| Gastropoda | Hydrobiidae | 3 | X | X |
| Gastropoda | Thiaridae | 3 | X | |
| Hemiptera | Gelastocoridae | 0 | | X |
| Hemiptera | Gerridae | 0 | X | X |
| Hemiptera | Hebridae | 0 | X | X |
| Hemiptera | Notonectidae | 4 | | X |
| Hemiptera | Naucoridae | 4 | X | X |
| Hemiptera | Veliidae | 0 | X | X |
| Isopoda | Asellidae | 3 | | X |
| Lepidoptera | Crambidae | 5 | X | X |

| Orden | Familia | Puntaje | Alterado | Bosque |
|-------------|-------------------|---------|----------|--------|
| Lepidoptera | Lepidoptero_indet | 5 | | X |
| Megaloptera | Corydalidae | 6 | X | X |
| Odonata | Calopterygidae | 4 | X | X |
| Odonata | Coenagroenidae | 4 | X | X |
| Odonata | Gomphidae | 7 | X | X |
| Odonata | Libellulidae | 6 | X | X |
| Odonata | Megapodagrionidae | 7 | X | X |
| Odonata | Platystictidae | 7 | X | X |
| Oligochaeta | Oligochaeta_indet | 1 | X | |
| Plecoptera | Perlidae | 9 | X | X |
| Trichoptera | Calamoceratidae | 8 | | X |
| Trichoptera | Hydropsychidae | 5 | X | X |
| Trichoptera | Leptoceridae | 8 | X | X |
| Trichoptera | Philopotamidae | 7 | X | X |
| Trichoptera | Polycentropodidae | 6 | X | X |

Cuadro 2. Índice biótico (BMWP-CR) utilizando el total de macroinvertebrados acuáticos colectados, para dos sitios con diferente impacto antropogénico.

| Sitio | BMWP-CR |
|----------|---------|
| Alterado | 248 |
| Bosque | 255 |

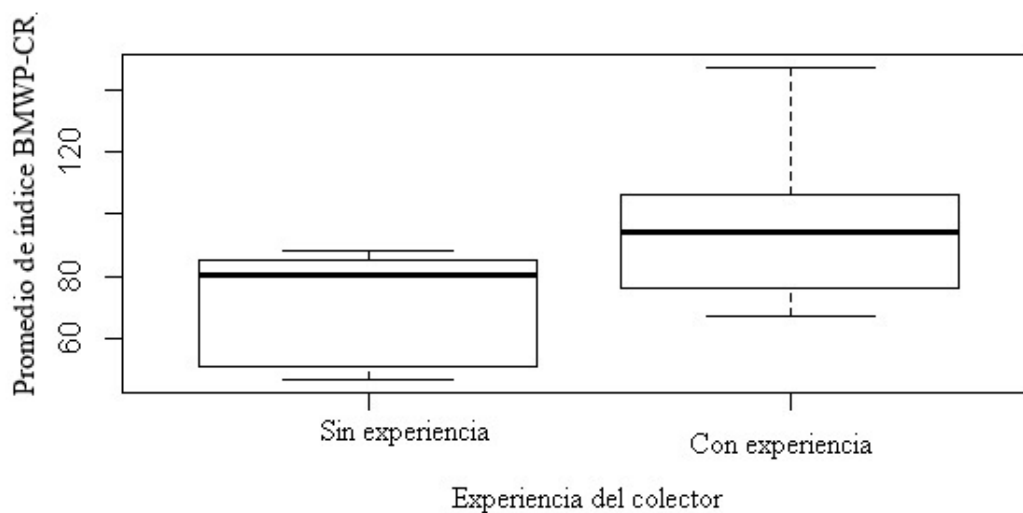


Figura 1. Índice biótico (BMWP-CR) promedio para colectores con y sin experiencia en un sitio con alto impacto antropogénico (Alterado).

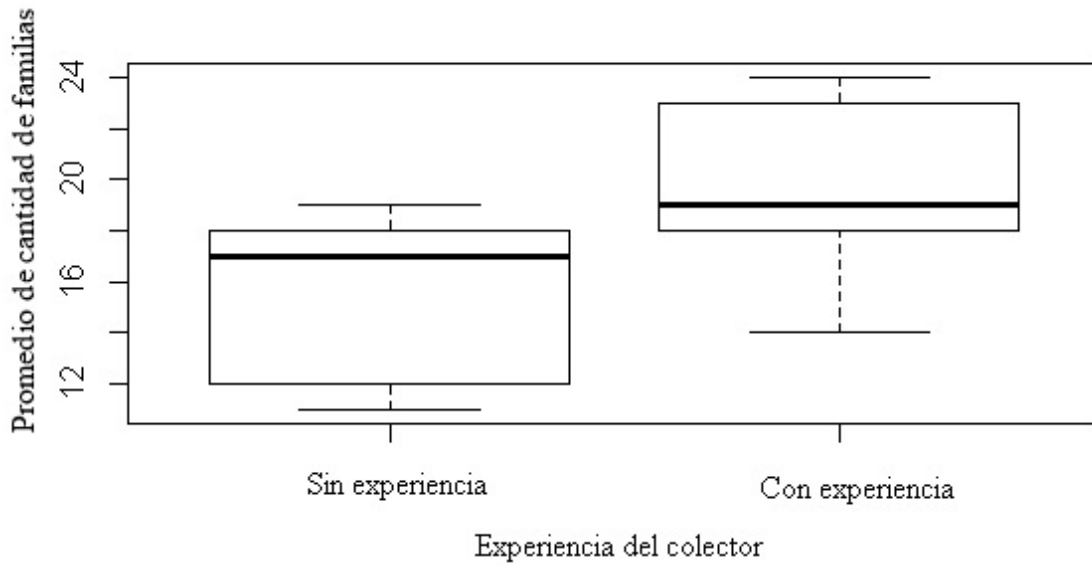


Figura 2. Cantidad promedio de familias encontradas por colectores con y sin experiencia en un sitio con alto impacto antropogénico (Alterado).

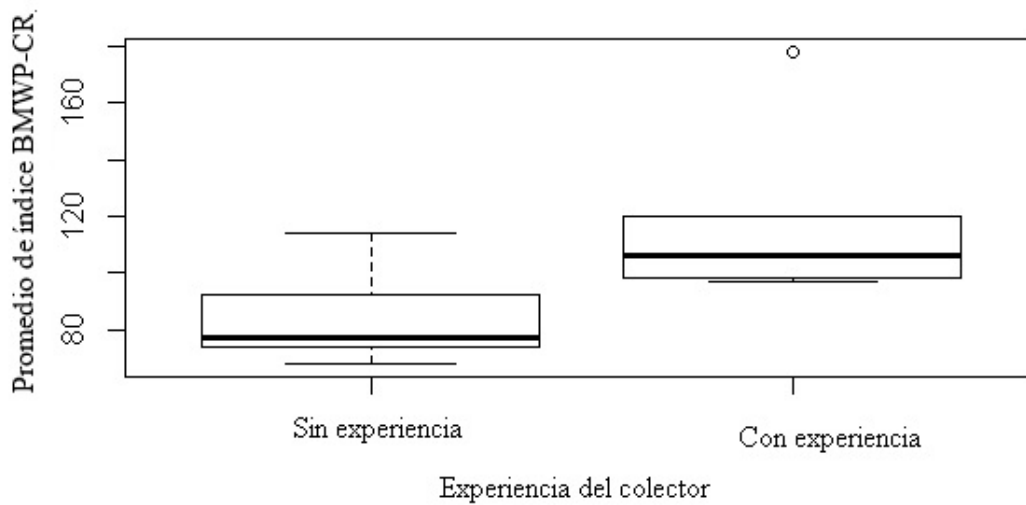


Figura 3. Índice biótico (BMWP-CR) promedio para colectores con y sin experiencia en un sitio con bajo impacto antropogénico (Bosque).

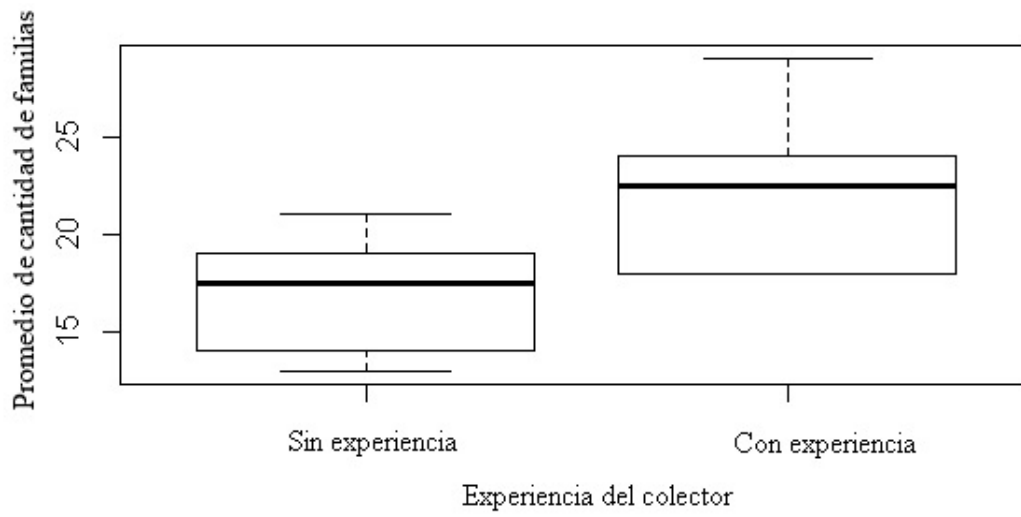


Figura 4. Cantidad de promedio de familias encontradas por colectores con y sin experiencia en un sitio con bajo impacto antropogénico (Bosque).

Función de la heterantería y hercogamia en la reproducción de *Heterotis rotundifolia* (Sm.) Jacq. -Fél (Melastomataceae)

María José Mata-Quirós

Coordinadores: Alfredo Cascante & Eric Fuchs

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

La hierba hermafrodita *Heterotis rotundifolia* (Melastomataceae) presenta heterantería (estambres diferentes) y hercogamia (estructuras reproductivas separadas espacialmente), dos mecanismos que se sugiere hacen más efectiva la transferencia de gametos masculinos y el éxito reproductivo. Se evaluó la hipótesis de división de labores planteada por Darwin como una función de la heterantería a través de tratamientos de remoción de estambres. Además, se evaluó el papel de la hercogamia en función de la morfología de los visitantes florales. Se encontró que la remoción de estambres de alimentación afecta negativamente la visitación floral, pero no tanto como la remoción de todos los estambres, por lo que otros experimentos son necesarios para confirmar la hipótesis original. Al evaluar la deposición de granos de polen en los estigmas de las flores estudiadas se encontró que abejas zumbadoras de los géneros *Bombus*, *Eulaema* y *Augochlorella* son los mejores polinizadores en el sitio de estudio, a pesar de que no existe un ajuste morfológico estricto entre el espacio anteras-estigma y el cuerpo, de modo que la posición de los verticilos reproductivos permite la polinización efectiva por un grupo amplio de abejas. Los visitantes más frecuentes son abejas del género *Trigona*, pero son pobres polinizadores porque por su morfología y comportamiento raramente contactan el estigma y depositan muy poco polen, por lo que se confirma su papel como robadoras de polen en la especie.

Palabras clave: Visitación floral, éxito reproductivo, sistema de polinización, polinización por zumbido, *Bombus*, *Trigona*.

En las angiospermas, el hermafroditismo, es decir, la presencia de la función femenina y masculina dentro de cada flor, es el sistema de apareamiento más ampliamente distribuido (Yampolsky & Yampolsky 1922). En plantas, este sistema presenta la ventaja de economizar recursos dirigidos a la atracción de polinizadores y aumentar la probabilidad de polinización, especialmente cuando las parejas o los polinizadores son poco abundantes (Charlesworth & Charlesworth 1987, Fenster & Martén-Rodríguez 2007); sin embargo, el hermafroditismo aumenta también la probabilidad de la auto-fertilización y con esto, los inconvenientes asociados a la depresión endogámica (Charlesworth & Charlesworth, 1987) y a la auto-interferencia física o bioquímica de las funciones femenina y masculina (Lloyd & Webb 1986, Webb & Lloyd 1986). Para evitar esos inconvenientes varias adaptaciones como la incompatibilidad fisiológica o rasgos morfológicos (Lloyd & Webb, 1986; Webb & Lloyd 1986, Barrett 2002b) favorecen el exocruzamiento y evitan la auto-fertilización (Lloyd & Yates 1982, Lloyd & Webb, 1986, Webb & Lloyd 1986, Barrett 2002a, Dai & Galloway 2011, Li *et al.* 2013).

La mayoría de las especies de la familia Melastomataceae tiene flores hermafroditas y un sistema de apareamiento mixto, ya que tienen la capacidad fisiológica de autofecundación, pero usualmente altos niveles de exocruzamiento (Renner 1989, Goodwillie *et al.* 2005). En esta familia, el principal modo para promover el exocruzamiento es la hercogamia, que es la separación del polen y el estigma a través de la separación espacial de las anteras y el estigma (Webb & Lloyd 1986). Además, la dehiscencia de las anteras es poricida, es decir, estas tienen que ser manipuladas para liberar el polen a través de poros. En el botón floral, los estambres están doblados de

manera que los poros de las anteras están hacia abajo, maximizando la distancia entre ellos y el estigma, que está en el extremo superior del botón (Renner 1989).

Promover la precisión de los polinizadores es una de las fuerzas selectivas más importantes para la hercogamia. En este sistema es necesario un comportamiento particular del visitador para que la flor sea polinizada (Webb & Lloyd 1986); cuando es visitada por el polinizador apropiado, se da la transferencia de polen a un área restringida del cuerpo, de donde es más probable la transferencia hacia el estigma de otra flor, por lo que un ajuste entre el cuerpo del visitador y las partes florales es primordial para que se dé una transferencia efectiva de polen (Webb & Lloyd 1986)

Otra adaptación común en las plantas hermafroditas para promover la dispersión de gametos masculinos es el ofrecimiento de recompensa a polinizadores, siendo el más común y más estudiado, aunque no el único, el ofrecimiento de néctar (Harder & Barrett 2006). En las melastomátáceas es común el ofrecimiento de polen, mecanismo comúnmente acompañado de dimorfismo en los estambres, o heterantería (Renner 1989). Darwin (1862) propuso la hipótesis de que ese dimorfismo refleja una división de labores, de forma que un juego de estambres, los de alimentación, tendrían la función de satisfacer la demanda de polen de los polinizadores mientras que los estambres de polinización, la de dispersar los gametos masculinos de la planta. De ser así, los estambres de alimentación son más llamativos y tienen un rol importante en la visita de las flores. Esta hipótesis ha sido ampliamente aceptada pero confirmada escasamente, solamente en los géneros *Solanum* y *Melastoma* (Vallejo-Marín *et al.* 2010)

Dentro de la familia Melastomataceae, la especie *Heterotis rotundifolia* es una hierba originalmente africana, ampliamente cultivada y naturalizada en muchas partes del mundo, que presenta un sistema de polinización mixto, hercogamia y heterantería. En una población de esta especie se plantea evaluar la hipótesis de división de labores y el papel de la hercogamia en la especificidad del sistema de polinización, a través de la descripción de la visita floral y la deposición de polen en flores con tratamientos de remoción de estambres.

Materiales y métodos

Especie de estudio. — *Heterotis rotundifolia* (Sm.) Jacq. -Fél se distribuye en Costa Rica en bosques húmedos y muy húmedos, entre 0 y 400 m; principalmente en la vertiente caribe de la Cordillera de Talamanca, la Llanura de Tortuguero, Baja Talamanca y en el sur de la vertiente pacífico, en la Península de Osa (Hammel *et al.* 2009). Mide alrededor de 0.2 m, es decumbente, hirtelosa a pilosa, con flores perfectas, terminales, pediceladas, pentámeras; el hipanto densamente setoso con apéndices como tricomas patentes, con pétalos rosados o lavanda, obovados, redondeados en el ápice. El ovario es casi totalmente súpero, pentalocular, el estigma punctiforme. Tiene 10 estambres en dos verticilos. Los del verticilo externo tienen anteras más grandes, rosadas o lavanda, de 7 a 8 mm, con el conectivo prolongado ventro-basalmente en un apéndice bilobulado, los internos tienen anteras más pequeñas, amarillas de 5.5 a 7 mm, con el conectivo apenas desarrollado (Hammel *et al.* 2009); de acuerdo con la hipótesis de división de labores los estambres color lila corresponden a los estambres de polinización y los amarillos a los estambres de alimentación.

El tamaño diferencial de los filamentos y el estilo corresponden con un sistema de hercogamia homomórfica de aproximación (Webb & Lloyd 1986), es decir, las anteras se encuentran separadas del estigma de la misma forma en las poblaciones, sin morfos distinguibles. En los sistemas de aproximación el alineamiento del visitador sobre los

estigmas sucede primero, depositando el polen de otras flores y posteriormente, o simultáneamente, colecta el polen de las anteras (Webb & Lloyd 1986). Las anteras son poricidas, liberan el polen al ser estimuladas por vibraciones de alta frecuencia producidas por abejas colectoras de polen con los músculos del vuelo, mientras se sostienen de los pseudoconectivos (Buchmann 1983; Renner 1989; King *et al.* 1996, Meyer 2001).

Diseño experimental. — El experimento se llevó a cabo entre los días 25 y 27 de enero del 2017, en El Campo de Aguabuena, Osa, Puntarenas, Costa Rica (8°42'1.60" N, 83°30'50.40" W; 70 msnm). En este sitio la precipitación media anual varía entre 3000 y 4000 mm y la temperatura promedio entre 24-27 °C (Vílchez & Rocha 2004), correspondiendo con un bosque tropical muy húmedo según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (Holdridge *et al.* 1971).

En un parche cubierto mayormente de *H. rotundifolia*, en la cercanía de las instalaciones de la Fundación Neotrópica, se establecieron cuadrícula de 2 x 2 m en las que se realizaron observaciones de visitación de insectos en seis flores con tres tratamientos: (i) remoción de los estambres de alimento (EP), (ii) remoción de los estambres de alimento y los estambres de polinización (SE), y (iii) sin remoción de estructuras a modo de control (C). Durante estas observaciones se cuantificó el tiempo que duraba cada insecto en la flor y se registró si hacía contacto con el estigma, las anteras de polinización y/o las anteras de alimento. Las observaciones se realizaron en períodos de 10 minutos, separados por descansos de 10 minutos, entre las 5:50 a.m. y las 10:00 a.m.

Posteriormente a las observaciones, se cuantificó la abundancia de flores de *H. rotundifolia* en la cuadrícula con el objetivo de considerar el efecto de la densidad de flores en la frecuencia de visitación. Además, debido a que el tamaño de la flor puede afectar su visibilidad y la selección por parte del polinizador (Kettle *et al.* 2011, Willmer 2011), se tomaron fotografías a las flores observadas junto a una escala de referencia para posteriormente medir su diámetro que fue considerado como un indicador del tamaño. Las flores se colectaron y posteriormente en el laboratorio se midió el largo de sus pétalos y la distancia de la antera más alta al estigma. Además, se realizó un corte del estigma de cada flor y se observó al microscopio para cuantificar la cantidad de granos de polen depositados, esto fue considerado como un indicador del éxito reproductivo (Shivanna & Tandon 2014).

Al finalizar las observaciones del tercer día, se colectaron abejas observadas en las flores. En el laboratorio se midió su longitud del abdomen y la longitud total del cuerpo para verificar su capacidad de transferencia de polen a los estigmas.

Análisis estadístico. — Las abejas visitadoras se agruparon en tres categorías: abejas del género *Trigona*, abejas del género *Bombus* y otras abejas. La última incluye abejas que visitaron con poca frecuencia como *Eulaema*, *Augochlorella*, e individuos no clasificados de la tribu Eucerini. Se realizaron modelos lineales generalizados mixtos (Bolker *et al.* 2009) en el software R (R Core Team 2013) con el paquete *lme4* (Bates *et al.* 2015) con una distribución Poisson y la identidad del observador como variable aleatoria en todos los casos. Para evaluar el efecto de los tratamientos en la visitación de las flores, se tomó la cantidad de visitas por flor como variable respuesta; el tratamiento (control, con estambres de polinización (EP), sin estambres (SE)) como variable fija y la densidad de flores en la cuadrícula, el diámetro de las corolas y la identidad del visitador como covariables. Para evaluar el efecto de los tratamientos en la deposición de granos de polen se consideró la cantidad de granos de polen en el estigma luego de las observaciones de visitación como variable respuesta, el tratamiento, el número de visitas de la flor respectiva, la identidad del visitador, el diámetro y la cantidad de flores en la

cuadrícula como covariables. Los modelos fueron evaluados obteniendo el porcentaje de varianza explicada con el valor R^2 (Nakagawa & Schielzeth 2013), utilizando el paquete MuMIn (Barton 2016).

Resultados

Se realizaron observaciones de visitación un total de 90 flores, 30 flores por tratamiento. Con respecto a los visitantes se observó una gran abundancia de abejas del género *Trigona* (Apidae) en general en el sitio, y visitando las flores de *H. rotundifolia* a lo largo de los períodos de observación (Fig. 1). Hubo también visitas de otras abejas, específicamente de los géneros *Bombus* (Apidae), *Augochlorella* (Halictidae) y *Eulaema* (Apidae), y de la tribu Eucerini, además de la presencia en 3 flores de coleópteros de la subfamilia Eumolpinae.

En el modelo con la visitación como respuesta, las variables incorporadas explicaron un 65.7% de la variación, y los factores fijos (i.e. el tratamiento, la identidad del insecto, el diámetro de la corola y la densidad) en conjunto un 59.9%. Todos los estimados fueron significativos ($p < 0.05$), excepto la densidad de flores en la cuadrícula. Las flores bajo el tratamiento de control tuvieron más visitas en comparación a las flores sin estambres de polinización (Estimado, $E = -0.68$, Intervalo de confianza IC 95% = $-0.90, -0.47$) y las flores sin estambres ($E = -2.20$, IC= $-2.60, -1.84$) (Fig. 2). Las abejas del género *Trigona* ($E=2.95$, IC= $2.52, 3.45$) y otras abejas ($E=0.55$, IC= $-0.002, 1.13$) visitaron más que *Bombus*. El diámetro de la corola muestra tener un efecto positivo, pero bajo, sobre la visitación ($E = 0.21$, IC= $0.004, 0.43$), mientras que la densidad de flores en el parche observado no afectó la cantidad de insectos que visitaron las flores ($E = 0.004$, IC= $-0.02, 0.03$).

El modelo sobre la deposición de granos de polen explicó un 72.1%, específicamente las variables fijas explican un 54.9% de la variabilidad. Todos los estimados fueron significativamente diferentes de 0 ($p < 0.05$). La remoción de las anteras de alimento disminuyó la deposición de granos de polen ($E=-0.28$, IC= $-0.32, -0.16$), así como la remoción de la totalidad de las anteras, pero en mayor magnitud ($E=-3.68$, IC= $-3.91, -3.38$). El diámetro de las corolas en el modelo genera un aumento en la deposición de polen ($E=0.68$, IC= $0.60, 0.76$). En el caso de la deposición de polen, la densidad de flores alrededor tuvo un efecto positivo leve ($E=0.06$, IC= $-0.0001, 0.12$). La mayor deposición de polen la efectuaron abejas grandes clasificadas como "Otras" ($E= 0.12$, IC= $0.09, 0.16$), seguido de abejas del género *Bombus* ($E=0.08$, IC= $0.01, 0.14$) y en último lugar de *Trigona* ($E=0.01$, IC= $0.003, 0.02$).

Cuando se considera la morfología de los visitantes, se puede observar que la única abeja visitadora cuyo abdomen coincide con la distancia entre el estigma y las anteras es *Augochlorella* ($n=4$). *Bombus* ($n=2$) y *Eulaema* ($n=1$) son más grandes y *Trigona* ($n=27$) es más pequeña (Fig. 3). Cuando manipula las anteras, el cuerpo de *Trigona* no alcanza a tocar el estigma, sin embargo, durante el experimento se pudo observar que en 71 de 400 visitas tocaban el estigma al moverse sobre la flor. Se pudo observar en detalle el comportamiento en la visitas solamente de *Trigona*; en la mayoría de los casos, al visitar la flor se posaban directamente sobre las anteras o se dirigían directamente hacia ellas, principalmente a las de alimentación cuando las flores estaban completas y hacia las de polinización en las que las de alimentación fueron removidas. Al alcanzar las anteras, comenzaban a manipularlas con sus mandíbulas y a mover el polen hacia sus corbículas. Durante la manipulación se observaban cúmulos de polen caer sobre los pétalos.

Discusión

A pesar de que la hipótesis de división de labores en la heterantería implica, además de la atracción diferencial por los dos juegos de anteras, diferencias morfológicas y fisiológicas entre sus granos de polen (Luo *et al.* 2008), el experimento de remoción de estambres de alimentación representa evidencia a favor, ya que la visitación en general disminuyó significativamente en ausencia de estos. Las flores tienen complejas señales multimodales (Junker & Parachnowitsch 2015) que actúan atrayendo a los polinizadores desde larga distancia y luego, a corta distancia los guían hacia un sitio específico de la flor para que al llegar activen la descarga del recurso floral y la transferencia de polen desde el polinizador hasta el estigma, y desde los estambres hasta el cuerpo del polinizador (Lunau 1991, 1992). A pesar de que el promedio de visitación disminuyó cuando se removieron las anteras de alimentación, el cambio fue más drástico para aquellas flores a las que se les removió la totalidad de las anteras. Esto parece indicar que el color amarillo en las anteras de fertilización tiene un papel en la atracción de visitantes (Lunau 2000, 2006).

Esta complejidad en la respuesta de los visitantes explica también el hecho de que el diámetro de la corola y la densidad de flores cercanas fueran factores relevantes en la visitación y deposición de polen. Las brácteas y los pétalos son claves en la atracción a larga distancia, mientras que los patrones de color en los pétalos y otros órganos son importantes para la orientación de cerca, principalmente el contraste entre el color de la corola y del fondo (Lunau & Chitka 1996). El estímulo visual es suficiente para disparar respuestas iniciales, mientras que el estímulo multimodal dispara la respuesta completa en el comportamiento (Wilmsen *et al.* 2017).

En general, los ápidos neotropicales son generalistas e importantes polinizadores en ecosistemas naturales y agrícolas porque dependen de polen y néctar para su alimentación (Abrahamovich & Díaz 2002). Las abejas observadas en las flores de *H. rotundifolia* concuerdan con las descritas para otras zonas geográficas (Meurgey 2016), tanto para esta especie como para la familia Melastomataceae en general (Renner 1983, Renner 1989, Luo *et al.* 2008).

Se encontró que los visitantes más abundantes de *H. rotundifolia* fueron abejas del género *Trigona*; no obstante, fue el visitante menos efectivo en deposición de polen porque su cuerpo pequeño no permite contactar el estigma directamente durante la recolección. Esta observación confirma su carácter de ladrón de polen, conducta descrita en detalle por Renner (1983). La presencia de ladrones como *Trigona*, que depreda activamente las anteras, pueden cambiar la dinámica y la estructura de las redes de visitas entre insectos y flores (Gonzales & Loisele 2016), ya que podrían disminuir la cantidad de polen disponible para fertilización y potencialmente disminuir la atractividad de las anteras para otras abejas que efectivamente puedan actuar como buenos polinizadores. Lo anterior no sucedería si se ha removido polen a través de zumbido (Renner 1989), ya que la vibración no destruye las anteras y el estímulo visual se mantiene casi intacto; así, una abeja zumbadora se posaría de manera usual, polinizando y yéndose rápidamente al detectar la ausencia de polen (De Luca & Vallejo-Marín 2013).

La efectividad de los polinizadores está ligada al ajuste morfológico entre la abeja y los verticilos reproductivos y al comportamiento en la flor. En el caso de las anteras poricidas, en las que se necesita manipulación directa sobre las anteras, se ha encontrado que la capacidad de causar la dehiscencia no depende del tamaño de la abeja (Burkart *et al.* 2011). De acuerdo con Renner (1989), el tipo de insecto efectivamente polinizador en la mayoría de las melastomatáceas corresponde con abejas hembras usando el método de

zumbido para extraer polen. Esto se ajusta a lo observado: las visitas de las abejas grandes, específicamente *Bombus*, *Augochlorella* y *Eulaema*, todas capaces de ejecutar zumbidos en los estambres (Burkart *et al.* 2011), depositaron una mayor cantidad de polen en comparación a *Trigona*, lo que indica que las abejas zumbadoras son los polinizadores más efectivos de *H. rotundifolia* en el sitio de estudio.

En conclusión, los resultados representan evidencia que apoya la hipótesis de división de labores como fuerza selectiva hacia la heterantería en *H. rotundifolia*, sin embargo, más experimentos son necesarios para comprobarla en su totalidad; por ejemplo, experimentos de remoción de los estambres de polinización y comparaciones morfológicas y fisiológicas entre los granos de polen de cada juego de estambres. En *H. rotundifolia* la hercogamia junto a la heterantería y la dehiscencia poricida reflejan, como es común en los síndromes de polinización por insectos (Fenster *et al.* 2004, Kay & Sargent 2009), una especialización asimétrica; es decir, son flores especializadas a un grupo funcional considerado generalista, en este caso las abejas zumbadoras.

Agradecimientos

A Eric Fuchs, Alfredo Cascante, y a los estudiantes del curso por el diseño y desarrollo del proyecto. Al Laboratorio Osa Golfito por el uso de las instalaciones y los organizadores y profesores del curso por su apoyo en el proyecto y al curso en general.

Bibliografía

- Abrahamovich, A. H., & Díaz, N. B. 2002. Bumble bees of the neotropical region (Hymenoptera: Apidae). *Biota Colombiana* 3:199-214.
- Barrett, S. C. H. 2002a. Sexual interference of the floral kind. *Heredity* 88:154–159.
- Barrett, S. C. H. 2002b. The evolution of plant sexual diversity. *Nature reviews. Genetics*, 3:274.
- Barton, K. 2016. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67:1-48.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 24:127-135.
- Burkart, A., Lunau, K., & Schlindwein, C. 2011. Comparative bioacoustical studies on flight and buzzing of neotropical bees. *Journal of Pollination Ecology*, 6:118-124.
- Charlesworth, D. & Charlesworth, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:237–268.
- Dai, C. & Galloway, L.F. 2011. Do dichogamy and herkogamy reduce sexual interference in a self-incompatible species? *Functional Ecology* 25:271–278.
- De Luca, P. A., & Vallejo-Marín, M. 2013. What's the 'buzz'about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. *Current Opinion in Plant Biology* 16:429-435.

- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35:375-403.
- Fenster, C.B. & Martén-Rodríguez, S. 2007. Reproductive assurance and the evolution of pollination specialization. *International Journal of Plant Science* 168:215–228.
- Gonzales, O., Loiselle, B. L. 2016. Species interactions in an Andean bird-flowering plant network: phenology is more important than abundance or morphology. *PeerJ* 4:e2789.
- Goodwillie, C., Kalisz, S., Eckert, C. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating. *Annual Review of Ecology and Systematics* 36:47-79.
- Hammel, B. E., Grayum, M. H., Herrera, C., & Zamora, N. 2009. Manual de Plantas de Costa Rica. Volumen VI. Dicotiledóneas (Haloragaceae-Phytolaccaceae). Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 111:1-933.
- Harder, L. D., & Barrett, S. C. (Eds.). 2006. Ecology and evolution of flowers. Oxford University, Oxford, England.
- 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: Pergamon Press. Oxford, England.
- Junker, R. R., & Parachnowitsch, A. L. 2015. Working towards a holistic view on flower traits – How floral scents mediate plant-animal interactions in concert with other floral characters. *Journal of the Indian Institute of Science* 95:43–67.
- Kay, K. M. & Sargent, R. D. 2009. The role of animal pollination in plant speciation: integrating ecology, geography, and genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 40:637–656.
- Kettle, C. J., Maycock, C. R., Ghazoul, J., Hollingsworth, P. M., Khoo, E., Sukri, R. S. H., & Burslem, D. F. 2011. Ecological implications of a flower size/number trade-off in tropical forest trees. *PLoS ONE* 6:e16111.
- Li, X. X., Zou, Y., Xiao, C. L., Gituru, R. W., Guo, Y. H., & Yang, C. F. 2013. The differential contributions of herkogamy and dichogamy as mechanisms of avoiding self-interference in four self-incompatible *Epimedium* species. *Journal of evolutionary biology* 26:1949-1958.
- Lloyd, D.G. & Webb, C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24:135–162.
- Lloyd, D. G. & Yates, J. M. A. 1982. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution* 36:903–913.
- Lunau, K. 1991. Innate flower recognition in bumblebees (*Bombus terrestris*, *B. lucorum*; Apidae): Optical signals from stamens as landing reaction releasers. *Ethology* 88:203–214.
- Lunau, K. 1992. Innate recognition of flowers by bumble bees: Orientation of antennae to visual stamen signals. *Canadian Journal of Zoology* 70:2139–2144.
- Lunau, K. 2000. The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Systematics and Evolution* 222:89–111.

- Lunau, K. 2006. Stamens and mimic stamens as components of floral colour patterns. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 127:13–41.
- Meurgey, F. 2016. Bee species and their associated flowers in the French West Indies (Guadeloupe, Les Saintes, La Désirade, Marie Galante, St Barthelemy and Martinique) (Hymenoptera: Anthophila: Apoidea). *Annales de la Société entomologique de France* 52:209-232.
- Nakagawa, S, Schielzeth, H. 2013. A general and simple method for obtaining R^2 from Generalized Linear Mixed-effects Models. *Methods in Ecology and Evolution* 4:133–142.
- Meyer, K. 2001. Revision of the Southeast Asian genus *Melastoma*. *Blumea* 46:351-398.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Renner, S. S. 1983. The widespread occurrence of anther destruction by *Trigona* bees in Melastomataceae. *Biotropica* 15:251-256.
- Renner, S. S. 1989. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76:496–518.
- Shivanna, K. R., & Tandon, R. 2014. Reproductive ecology of flowering plants: A manual. Springer. New Delhi, India.
- Vallejo-Marín, M., Da Silva, E. M., Sargent, R. D., & Barrett, S. C. 2010. Trait correlates and functional significance of heteranthery in flowering plants. *New Phytologist*, 188:418-425.
- Vílchez, B. & Rocha, O. 2004. Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido en la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Kurú* 1:1-14.
- Webb, C. J. & Lloyd D. G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24:163-178.
- Willmer, P. 2011. *Pollination and floral ecology*, 1st ed. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Wilmsen, S., Gottlieb, R., Junker, R. R., Lunau, K. 2017. Bumblebees require visual pollen stimuli to initiate and multimodal stimuli to complete a full behavioral sequence in close-range flower orientation. *Ecology and Evolution* 7:1384-1393.
- Yampolsky, C. & Yampolsky, H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica* 3:1–62.

Cuadros y figuras

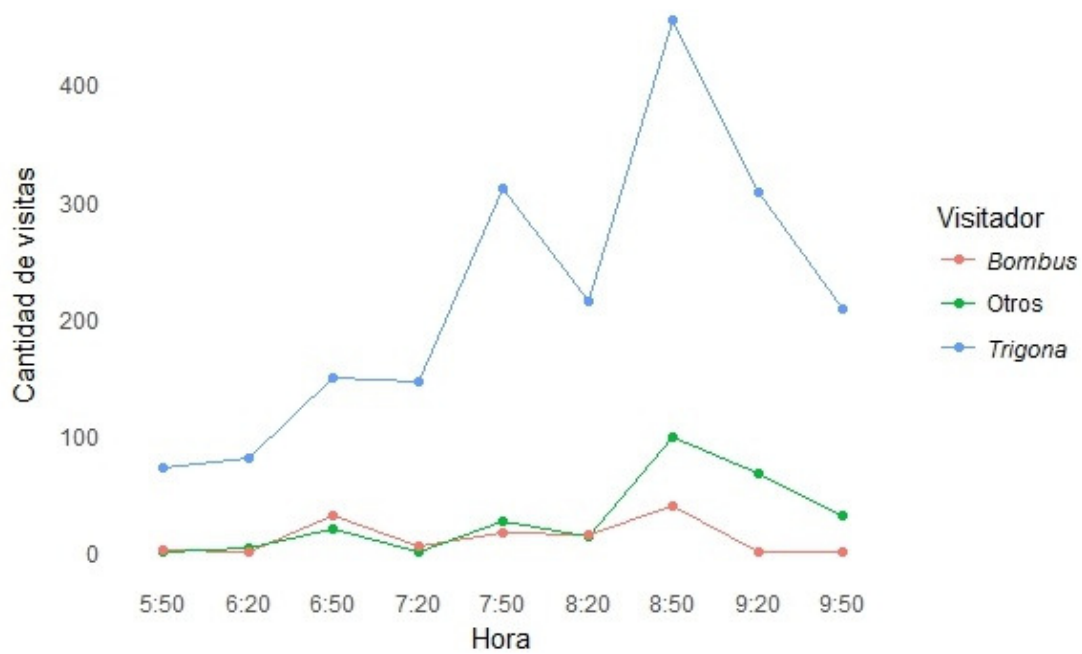


Figura 1. Cantidad de visitas de abejas en flores de *Heterotis rotundifolia* a lo largo de los períodos de observación, entre las 5:50 a.m. y las 9:50 a.m.

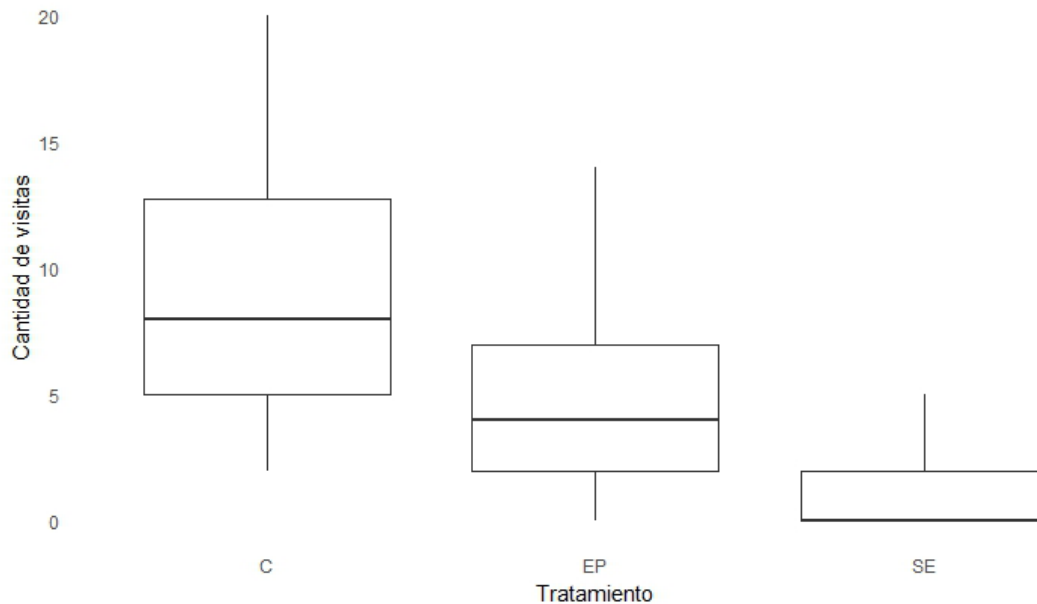


Figura 2. Número de visitas en las flores de *Heterotis rotundifolia* sin ningún tratamiento (control, C), sin estambres de alimentación (EP) y con todos los estambres removidos (SE). Las líneas horizontales representan el promedio, los rectángulos representan los límites del primer y tercer cuartil respectivamente y las líneas verticales se extienden hasta los valores de máxima y mínima visitación.

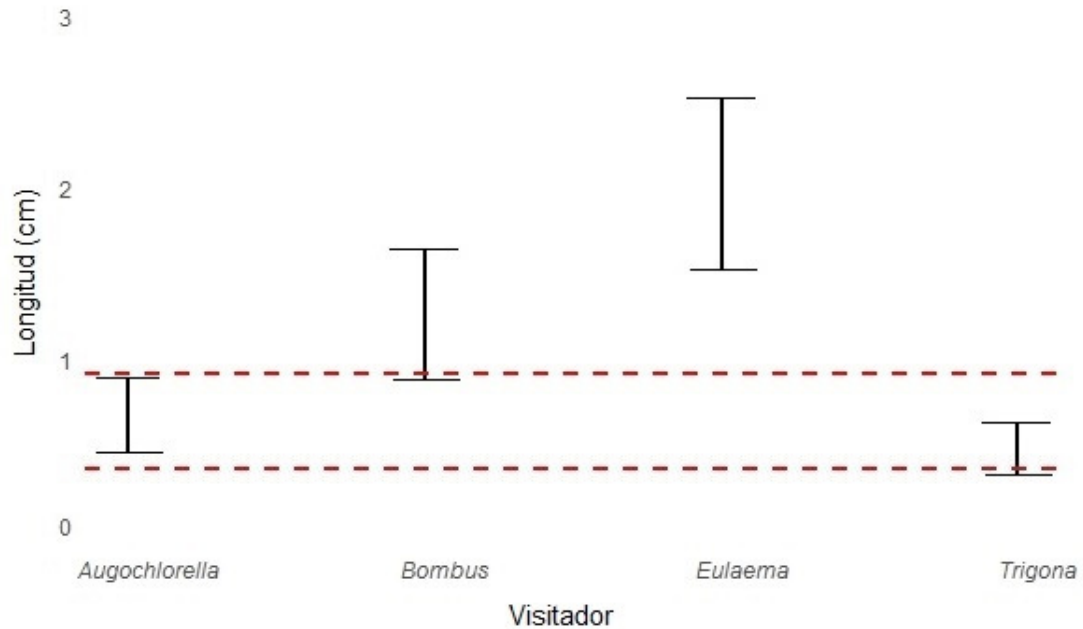


Figura 3. Traslape de la distancia entre la cabeza y el abdomen de los principales visitantes, y la distancia promedio entre el estigma y las anteras de *Heterotis rotundifolia*. Las líneas rojas punteadas representan el promedio \pm la desviación estándar de la distancia entre las anteras y el estigma en 57 flores de *H. rotundifolia*. Las barras negras horizontales representan la longitud cabeza-inicio del abdomen de las abejas.

Distribución espacial de la herpetofauna en dos quebradas del bosque húmedo en Rincón de Osa

María José Monge-Salazar

Coordinador: Gerardo Chaves

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; marijo92_2@hotmail.com

Los animales no se distribuyen al azar ya que algunos sitios son mejores que otros en términos de disponibilidad de recursos. Particularmente, las quebradas son sitios reproductivos y de refugio para diversas especies y su presencia es fundamental para el establecimiento de comunidades de anfibios y reptiles. El objetivo de este trabajo fue (1) determinar el tipo de distribución que presentan los anfibios y reptiles a lo largo de dos quebradas y (2) determinar si existe una relación entre el tipo de percha utilizada y la agrupación de una especie particular. Para esto se recolectaron durante tres noches, todos los anfibios y reptiles encontrados en dos quebradas de Rincón de Osa y se tomaron datos sobre su posición y características de la percha. Se recolectaron en total 218 individuos de 12 especies, de las cuales, el 25 % correspondieron a reptiles y el 75 % a anfibios. Las especies más abundantes fueron *Smilisca sordida* con 90 individuos, *Incilius aucoinae* con 86 individuos, *Basiliscus basiliscus* con 14 y *Craugastor fitzingeri* con 12 individuos. Se concluye que *S. sordida* y *B. basiliscus* son especies abundantes que mantienen una distribución agregada, lo cual podría verse como una estrategia para reducir el riesgo de la depredación de estas especies.

Palabras claves: Preferencia de perchas, Bosque tropical lluvioso, Heterogeneidad del paisaje, Estructura de la comunidad, Agregación de especies.

Las interacciones entre los organismos están controladas por factores bióticos y abióticos que son dependientes tanto de la escala como del taxón en cuestión (Ricklefs 1987; Wiens 1989). La identificación de los factores abióticos que regulan los patrones de distribución espacial es un paso importante en la comprensión de los procesos que determinan la diversidad biológica de las comunidades (Magurran 1988; Underwood *et al.* 2000). Tales patrones nacen de distintos procesos, y reflejan requerimientos de hábitat específicos (Sredl & Collins 1992), distribución de recursos e interacciones sociales (Connell 1980).

Costa Rica es un país pequeño que contiene cerca del 4% de la biodiversidad mundial (Vargas-Ulate 1992). Esta alta diversidad se refleja en su herpetofauna. Debido a que los anfibios y reptiles representan aproximadamente 45% de los vertebrados terrestres, conocer sobre los factores que influyen en el desarrollo de los ensamblajes de herpetofauna es esencial (Duellman 1989). Aun así, la investigación sobre la ecología de las comunidades de anfibios está dominada por aproximaciones descriptivas y muy pocos estudios han intentado discernir los efectos de las variables ambientales sobre los patrones de distribución de especies.

Los patrones de distribución espacial estudian la distribución de los organismos tanto en el tiempo como en el espacio y podrían servir para determinar necesidades de conservación del paisaje en ciertos ambientes (Laurencio & Fitzgerald 2010). Muchos anfibios y reptiles pueden pasar gran parte de sus vidas en un pequeño parche de vegetación. Las quebradas son sitios fundamentales para el establecimiento de comunidades de anfibios, sin embargo, para la mayoría de las especies no se ha evaluado ni el tipo de distribución ni su posible asociación con alguna estructura presente

en la quebrada. Estas investigaciones podrían elucidar requerimientos ecológicos para la supervivencia de especies, y ayudar a guiar las acciones de manejo y las estrategias de conservación en una región (Xavier & Napoli 2011). Por lo tanto, es importante recabar datos para esta zona protegida con alta influencia humana ya que esta información es vital para mantener un registro a través del tiempo.

El objetivo de este trabajo fue (1) determinar el tipo de distribución que presentan los anfibios y reptiles a lo largo de las quebradas y (2) determinar si existe una relación entre el tipo de percha utilizada y la presencia de una especie determinada. Para esto se mantuvieron dos predicciones, siendo (1) la distribución de algunas especies será agregada, especialmente en el caso de los juveniles, ya que esto podría ser una estrategia de protección contra los depredadores (Watt *et al.* 1997) y (2), las especies tienen preferencia por algún tipo de percha que les confiere más ventajas, por lo que se observarán más frecuentemente en este tipo de percha (Vitt *et al.* 2009).

Materiales y métodos

Sitio de estudio. – La investigación se llevó a cabo del 17 al 19 de enero del 2017, en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica. Los datos se obtuvieron de la quebrada Aguabuena y uno de sus afluentes, el cual no cuenta con un nombre oficial.

La Península de Osa se encuentra en la costa pacífica del sur de Costa Rica. Para la comunidad de Aguabuena, en Rincón de Osa, Holdridge *et al.* (1971) estimaron que la temperatura anual promedio está entre 26.4°C y 27.8°C con un promedio de 27.5°C y la precipitación promedio anual es de 3,909 mm (McDiarmid & Savage 2005) por lo que pertenece a la zona de vida del bosque tropical muy húmedo (Holdridge 1967). Holdridge *et al.* (1971) describen en detalle la vegetación y los suelos de 7 sitios en la proximidad de Rincón.

Históricamente, los bosques de la Península de Osa han estado protegidos naturalmente debido a dificultades de acceso al área. Esta condición ha ayudado a mantener el área con una alta biodiversidad, incluyendo algunas especies endémicas y subespecies (Soto 1992). La herpetofauna de la Península de Osa ha sido muy estudiada (ver Savage 2002) y de forma más específica, McDiarmid & Savage (2005) hicieron un trabajo extensivo reconociendo la herpetofauna de la zona de Rincón de Osa.

Toma de datos. - Se utilizó el método de transectos descrito por Crump y Scott (1994) y se realizaron búsquedas visuales de la herpetofauna durante 3 noches consecutivas. Durante estas noches se caminó por un transecto a lo largo de la quebrada durante dos horas, rastreando visualmente la herpetofauna. Cada lado de la quebrada se revisó desde el suelo hasta los 5 m de altura y desde el centro de la quebrada hasta 3 m hacia el bosque. Las horas de recolecta fueron aproximadamente entre 8 pm a 10 pm, mientras que la caracterización del hábitat respectivo para cada transecto se hizo en horas de la mañana.

Cada individuo encontrado fue también capturado con el fin de determinar la especie, el sexo y el estadio de desarrollo. Los datos del sexo no fueron utilizados para el análisis estadístico debido al gran número de individuos juveniles con sexo indefinido. Asimismo se caracterizó el tipo de percha en el cuál se encontraba el individuo, describiéndolo según su naturaleza y con esto se obtuvieron 4 categorías; rama, roca, hoja o suelo. De igual forma se midió la distancia al suelo y a la quebrada desde la percha y se tomó su punto de posición satelital con un GPS Garmin 62.

Análisis estadístico. – El análisis se realizó únicamente en las especies que tuviesen números de recolecta mayores a 5 individuos para cada quebrada. Se evaluó el tipo de distribución que presenta en ambas quebradas por separado, tanto en la quebrada Aguabuena como en su afluente. Para determinar el tipo de agrupación según la especie y según el estadio de desarrollo, se realizó la prueba del vecino más cercano con el índice de Clark – Evans, a través del programa Quantum-GIS versión 2.18.

Asimismo, con el fin de caracterizar la preferencia de una especie o estadio de desarrollo por cierto tipo de percha, se realizó una prueba de Chi cuadrado de homogeneidad. Para determinar el efecto de la especie o el estadio de desarrollo sobre la altura o distancia al agua a la cual se percha el individuo, se realizó un ANDEVA de dos vías a través del programa PAST versión 3.

Resultados

Se muestrearon 450 m en la quebrada Aguabuena y 320 m para su afluente. Se recolectaron en total 218 individuos de 12 especies, de las cuales, el 25% correspondieron a reptiles y el 75 % a anfibios. Las especies más abundantes fueron *Smilisca sordida* con 90 individuos, *Incilius aucoinae* con 86 individuos, *Basiliscus basiliscus* con 14 y *Craugastor fitzingeri* con 12 individuos (Cuadro 1). Estas 4 especies son las que se utilizaron para los análisis de distribución espacial.

Las especies *S. sordida* y *B. basiliscus* mantuvieron una distribución agregada, para todos los estadios colectados. *I. aucoinae* presentó una distribución agregada por especie y para los individuos juveniles, sin embargo los adultos tuvieron una distribución uniforme. Finalmente *C. fitzingeri* mostró un patrón aleatorio tanto a nivel de especie como para los individuos adultos (Cuadro 2).

Los individuos mantienen una distribución particular según la naturaleza de la percha, por lo que es más común encontrar a los adultos de *S. sordida* en piedras que en cualquier otro tipo de sustrato, lo mismo con los juveniles de *I. aucoinae* (Cuadro 3; $X^2 = 131.12$; g.l.= 9; $p < 0.001$). *S. sordida* utiliza en menor cantidad las ramas y en mayor cantidad las hojas de lo que se esperaría, pero parece tener una preferencia por las rocas como percha principal. Por su parte, *B. basiliscus* nunca se vio perchado ni en rocas ni en el suelo, por lo que las ramas parecen ser su percha principal durante la noche. *I. aucoinae* no se observó utilizando ramas como percha y usa mucho más las rocas de lo esperado, siendo estas el sitio en el cual fue observado la mayor cantidad de veces. *C. fitzingeri* se observó que utiliza más las ramas y mucho menos las rocas de lo esperado, pero su percha principal sigue siendo las hojas (Fig. 1).

S. sordida es la única especie en la que parece que los juveniles utilizan tipos de percha distintos a los adultos, los adultos usan menos hojas, y más piedras de lo esperado y los juveniles usan más hojas y menos piedras de lo esperado (Cuadro 3, Cuadro 4). Para el resto de las especies, los estadios utilizan indistintamente los tipos de percha (Cuadro 4). Finalmente, la especie a la cual pertenezca un individuo, sí influye en la distancia que el individuo tenga con la quebrada, sin embargo, el estadio de desarrollo por sí solo, no parece influenciar estas variables (Cuadro 3, Cuadro 5).

Discusión

Se observó una distribución agregada en *S. sordida* tanto a nivel de especie como entre adultos y entre juveniles. *S. sordida* es una especie nocturna e insectívora, que es especialmente abundante en la quebrada Aguabuena durante la estación seca.

McDiarmid & Savage (2005) observaron que los machos cantan sobre rocas desde el borde de la quebrada durante todo el año lo cual indica que el patrón observado no es único de la época seca. La agregación de esta especie podría ser principalmente debido a estrategias reproductivas o territoriales de la especie.

Por su parte, *Basiliscus basiliscus* también presentó una distribución agregada para los estadios juveniles, que fueron la mayor parte de las capturas de esta especie. Los individuos de esta especie son diurnos, por lo que para esta especie lo que se evaluó fue la utilización de las perchas como sitio de descanso. Los juveniles de esta especie son insectívoros mientras que los adultos son omnívoros (McDiarmid & Savage 2005). Esta especie es abundante a lo largo de ríos y quebradas del área de Rincón y usualmente se encuentran en la vegetación a lo largo de quebradas (McDiarmid & Savage 2005). *B. basiliscus* también utiliza más las ramas de lo esperado y nunca se vio perchado en rocas ni en el suelo, esto podría ser también una estrategia para evitar depredación, debido a que a la altura del suelo son más susceptibles a mamíferos pequeños.

Una gran mayoría de anfibios y reptiles no sobrevive para llegar a la madurez sexual, o una vez adultos, no sobreviven lo suficiente para producir descendencia. La depredación es la principal causa de mortalidad natural en las poblaciones y ocurre en cualquier periodo de la vida (Vitt *et al.* 2009). Se ha visto que las agrupaciones de los individuos durante el periodo de reposo funcionan como una estrategia contra la depredación empleada por esta especie. Las perchas deben entonces ser sitios en donde el individuo asegura no ser presa fácil de los depredadores (Watt *et al.* 1997).

Craugastor fitzingeri mostró un patrón aleatorio tanto a nivel de especie como para los individuos adultos, que fueron el mayor número de colectas para esta especie. En esta especie los machos llaman desde las hojas a lo largo de ríos y quebradas y los bordes del bosque, usualmente a menos de 1 m de altura (McDiarmid & Savage 2005). La distribución aleatoria de esta especie podría deberse al bajo número de colectas con respecto a las otras especies, sin embargo también se puede deber a los hábitos de forrajeo de esta rana, la cual puede ser encontrada tanto dentro del bosque como en pastizales (Savage 2002).

Agregaciones reproductivas y para dormir han sido registradas para otras especies, como *Cochranella ignota* (Restrepo & Naranjo 1999). Las mejores perchas de canto son un recurso importante que puede tener distribución restringida por lo que las especies tenderán a defender estos sitios (Ardila-Marín *et al.* 2007). De igual forma, sitios con mayor cantidad y heterogeneidad de perchas podrían significar sitios de mayor biodiversidad de herpetofauna y por lo tanto sitios de conservación de especies más efectivos (Xavier & Napoli 2011).

Las especies de este estudio se distribuyen preferencialmente en cierto tipo de perchas, como es el caso de *S. sordida* que utiliza más las rocas como percha. Con respecto a la posible relación entre el estadio de desarrollo y el tipo de percha, *S. sordida* es la única especie del estudio en la que los juveniles utilizan tipos de percha distintos a los adultos. Debido a que la utilización de los recursos y los riesgos de depredación son generalmente relacionados al tamaño corporal, muchas especies atraviesan cambios en uso de hábitat o alimentación, estos cambios causan una fábrica compleja de diferentes interacciones ecológicas en las comunidades naturales (Werner & Gilliam 1984).

El tamaño corporal es uno de los atributos más importantes de un organismo desde un punto de vista ecológico y de evolución (Werner & Gilliam 1984). El tamaño tiene una influencia predominante en los requerimientos energéticos de un animal, su potencial explotación de los recursos y su susceptibilidad a enemigos naturales. El tamaño por lo

tanto regula la forma en la que un organismo interactúa con su ambiente e influencia su fuerza y su interacción con otras especies (Werner & Gilliam 1984).

Los animales no permanecen en un mismo sitio porque son sensibles a gradientes en los recursos y porque el riesgo varía según la localidad (Vitt *et al.* 2009). Los distintos tipos de percha en un sitio forman parte de la heterogeneidad ambiental que da lugar al establecimiento de distintas especies. Asimismo, la heterogeneidad ambiental es una variable que puede afectar los patrones de distribución de especies y se sabe que está asociado a riqueza de especies y composición de distintos grupos taxonómicos (MacArthur & MacArthur 1961, Parris 2004). El aumento de la herpetofauna en algunos sitios se ha relacionado con el aumento de la heterogeneidad de la vegetación (Ríos-López & Aide 2007).

De acuerdo con los datos obtenidos en este estudio, *S. sordida* y *B. basiliscus* mantienen una distribución agregada en todos sus estadios de desarrollo. Asimismo, las cuatro especies del estudio presentan una preferencia por un tipo de percha particular y finalmente, la distancia al agua que tenga el individuo depende de la especie a la cual pertenezca. Sin embargo, el estadio de desarrollo no afecta ni la distancia al agua que tenga el individuo ni la altura a la cual se encuentre perchado.

Agradecimientos

A los estudiantes del curso Biología de Campo 2017 por la ayuda en la recolecta de datos. A Gerardo Chaves, por su ayuda durante todo el proyecto en identificación de especies, estadios de desarrollo y sexo, planeamiento de la metodología de recolecta, ayuda con los análisis estadísticos y revisión del manuscrito. A Federico Bolaños por la revisión final del manuscrito

Bibliografía

- Ardila-Marín, D. A., E. J. Hernández-Ruiz & D. G. Gaitán-Reyes. 2007. Ecología de *Anolis tolimensis* (Sauria, Iguanidae) en la cordillera Oriental de Colombia. *Herpetotopicos* 4: 71-78.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- Crump, M. L. & N. J. Scott. 1994. Visual encounter surveys, pp 84-92 *In*: W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek & M. S. Foster, eds. *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, Estados Unidos.
- Duellman, W. E. 1989. Tropical herpetofaunal communities: patterns of community structure in neotropical rainforests, pp. 61–88. *In*: M. L. Harmelin-Vivien & F. Bouliere, eds. *Vertebrates in Complex Tropical Systems*. Springer, Berlin, Alemania.
- Holdridge, L. R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, Costa Rica.
- Holdridge, L. R., Grenke, W. C., Hatheway, W. H., Liang, T., Tosi, J. A. 1971. *Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study*. Pergamon Press, Oxford, Reino Unido.
- Laurencio, D. & L. A. Fitzgerald. 2010. Environmental correlates of herpetofaunal diversity in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 26: 521-531.

- MacArthur, R. H. & J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594–598.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Springer, Países Bajos.
- McDiarmid, R. W. & J. M. Savage. 2005. The herpetofauna of the Rincón area, Península de Osa, Costa Rica, a Central American lowland evergreen forest site, pp 366-427 *In*: M. A. Donnelly, B. I. Crother, C. Guyer, M. H. Wake & M. E. White, eds. *Ecology and Evolution in the Tropics: A Herpetological Perspective*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Parris, K. M. 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in subtropical eastern Australia. *Ecography* 27: 392–400.
- Restrepo, J. H. & L. G. Naranjo. 1999. Ecología reproductiva de una población de *Cochranella ignota* (Anura:Centrolenidae). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 23:49-59.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167–171.
- Ríos-López, N. & T. M. Aide. 2007. Herpetofaunal dynamics during secondary succession. *Herpetologica* 63: 35-50.
- Savage, J. M. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna Between Two Continents, Between Two Seas*. University of Chicago press, Estados Unidos.
- Soto, R. 1992. Evaluación ecológica rápida de la Península de Osa, Costa Rica. Reporte. Fundación Neotrópica, San José, Costa Rica.
- Sredl, M. J. & J. P. Collins. 1992. The interaction of predation, competition, and habitat complexity in structuring an amphibian community. *Copeia* 1992:607-614.
- Underwood, A. J., M. G. Chapman & S. D. Connell. 2000. Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 97– 115.
- Vargas-Ulate, G. 1992. Cartografía fitogeográfica de la Reserva Biológica de Carara. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Vitt, L. J., G. R. Zug & J. P. Caldwell. 2009. *Herpetology*. 3a edición. Academic Press Elsevier, California, Estados Unidos.
- Watt, P. J., S. F. Nottingham & S. Young. 1997. Toad tadpole aggregation behaviour: evidence for a predator avoidance function. *Animal Behaviour* 54: 865-872.
- Werner, E. E. & J. F. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 393-425.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385–397.
- Xavier, A. L. & M. F. Napoli. 2011. Contribution of environmental variables to anuran community structure in the Caatinga Domain of Brazil. *Phyllomedusa* 10: 45-64.

Cuadros y Figuras

Cuadro 1. Abundancia de las especies de anfibios y reptiles encontradas en dos quebradas de Rincón de Osa

| Clase | Familia | Especie | Quebrada | | Total | |
|----------------|-----------------|-------------------------------|-----------------------------------|-----------|-------|----|
| | | | Agua Buena | Afluyente | | |
| Amphibia | Hylidae | <i>Smilisca sordida</i> | 80 | 11 | 91 | |
| | Bufonidae | <i>Rhinella marina</i> | 1 | 0 | 1 | |
| | | <i>Incilius aucoinae</i> | 86 | 0 | 86 | |
| | | <i>Leptodactylus fragilis</i> | 0 | 1 | 1 | |
| | Leptodactylidae | <i>Leptodactylus savagei</i> | 0 | 1 | 1 | |
| | | Craugastoridae | <i>Craugastor stejnegerianus</i> | 0 | 1 | 1 |
| | | | <i>Craugastor fitzingeri</i> | 3 | 9 | 12 |
| | | | <i>Pristimantis ridens</i> | 0 | 1 | 1 |
| | Reptilia | Colubridae | <i>Leptodeira septentrionalis</i> | 4 | 2 | 6 |
| Corytophanidae | | <i>Basiliscus basiliscus</i> | 2 | 12 | 14 | |
| Polychrotidae | | <i>Norops polylepis</i> | 0 | 4 | 4 | |
| | | Total | 176 | 42 | 218 | |

Cuadro 2. Tipos de distribución según la especie y la quebrada

| Sitio | Especie | Estadio | n | Índice | Z | p | Distribución |
|-----------|------------------------------|---------|----|--------|--------|--------|--------------|
| Aguabuena | <i>Smilisca sordida</i> | Ambos | 79 | 0.27 | -12.46 | < 0.01 | Agregada |
| | | Adulto | 51 | 0.34 | -9.02 | < 0.01 | Agregada |
| | | Juvenil | 28 | 0.19 | -8.18 | < 0.01 | Agregada |
| | <i>Incilius aucoinae</i> | Ambos | 86 | 0.20 | -14.14 | < 0.01 | Agregada |
| | | Adulto | 5 | 1.55 | 2.34 | < 0.05 | Uniforme |
| | | Juvenil | 81 | 0.03 | -16.75 | < 0.01 | Agregada |
| Afluyente | <i>Smilisca sordida</i> | Ambos | 11 | 0.09 | -5.74 | < 0.01 | Agregada |
| | | Juvenil | 11 | 0.09 | -5.74 | < 0.01 | Agregada |
| | <i>Basiliscus basiliscus</i> | Ambos | 12 | 0.51 | -3.21 | < 0.01 | Agregada |
| | | Juvenil | 11 | 0.64 | -2.29 | < 0.05 | Agregada |
| | <i>Craugastor fitzingeri</i> | Ambos | 9 | 1.17 | 0.98 | > 0.10 | Aleatoria |
| | | Adulto | 7 | 0.99 | -0.04 | > 0.10 | Aleatoria |

Cuadro 3. Número de individuos por tipo de percha según el estadio de desarrollo y la especie

| Especie | Estadio | Hoja | Roca | Rama | Suelo |
|------------------------------|---------|------|------|------|-------|
| <i>Smilisca sordida</i> | adulto | 3 | 37 | 2 | 8 |
| | juvenil | 16 | 18 | 1 | 5 |
| <i>Incilius aucoinae</i> | adulto | 0 | 5 | 0 | 0 |
| | juvenil | 3 | 59 | 0 | 19 |
| <i>Craugastor fitzingeri</i> | adulto | 3 | 2 | 3 | 2 |
| | juvenil | 2 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Basiliscus basiliscus</i> | adulto | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | juvenil | 3 | 0 | 9 | 0 |

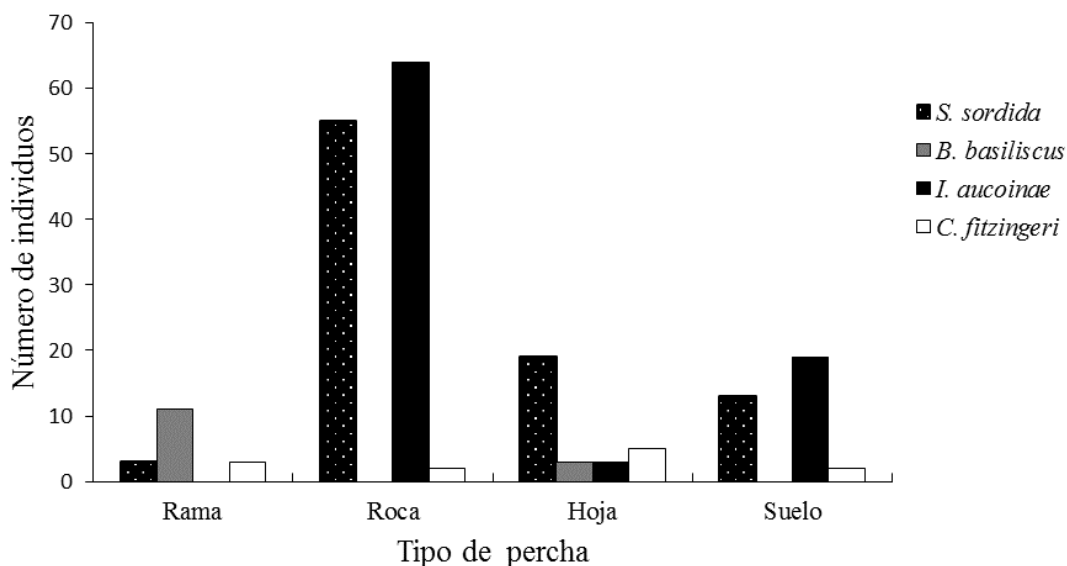


Figura 1. Número de individuos por percha según la especie

Cuadro 4. Resultados de chi cuadrado de homogeneidad para las especies y el tipo de percha.

| Especie | χ^2 | g.l | p |
|------------------------------|----------|-----|-------|
| <i>Smilisca sordida</i> | 15.56 | 3 | <0.01 |
| <i>Incilius aucoinae</i> | 1.82 | 2 | >0.10 |
| <i>Basiliscus basiliscus</i> | 0.33 | 1 | >0.10 |
| <i>Craugastor fitzingeri</i> | 3.67 | 3 | >0.10 |

Cuadro 5. Efecto de la especie o el estadio de desarrollo en la distancia al agua y la altura de la percha

| Factor | Variable | Suma cuadrados | g.l | Promedio cuadrados | F | p |
|------------------------|-----------------|-----------------------|------------|---------------------------|----------|----------|
| Especie | Distancia | 40902.6 | 3 | 13634.2 | 8.37 | < 0.001 |
| Estadio | Distancia | 57.8544 | 1 | 57.8544 | 0.03551 | > 0.500 |
| Especie*Estadio | Distancia | 28427.9 | 3 | 9475.96 | 5.817 | < 0.001 |
| Especie | Altura | 104630 | 3 | 34876.6 | 1.665 | > 0.500 |
| Estadio | Altura | 39073.7 | 1 | 39073.7 | 1.865 | > 0.500 |
| Especie*Estadio | Altura | 38027.9 | 3 | 12676 | 0.6051 | > 0.500 |

Distribución térmica y efecto de la actividad física sobre la temperatura superficial en *Molossus molossus* (Molossidae) y *Myotis nigricans* (Vespertilionidae), Chiroptera

Ximena Obregón-Apéstegui

Coordinador: Bernal Rodríguez-Herrera

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; marie271992@gmail.com

El aumento de la temperatura en el cuerpo de los animales podría ser fisiológicamente peligroso debido a la delicadeza de los equilibrios metabólicos. Por lo tanto, las especies presentan diferentes mecanismos de enfriamiento para controlar su temperatura. El objetivo de esta investigación es conocer cómo se distribuye el calor sobre el cuerpo de dos especies de murciélagos insectívoros (*Molossus molossus* (Molossidae) y *Myotis nigricans* (Vespertilionidae)), y determinar si la temperatura superficial varía según la actividad física que realicen. Se utilizó una cámara térmica para medir valores de temperatura en seis partes del cuerpo: área dorsal, área ventral, ala derecha ventralmente, ala derecha dorsalmente, rostro y uropatagio. A los individuos de ambas especies capturados se les midió la temperatura luego de estar en la bolsa de tela reposando (pseudoreposo) y nuevamente luego de se desplazaron durante 1 minuto dentro de un recinto cerrado. Los resultados indican que independientemente de si se mide la temperatura en pseudoreposo o luego de la actividad física, la temperatura superficial en ambas especies se concentra principalmente en el tronco (pecho, abdomen y espalda). La actividad física sí produjo un aumento de temperatura en estas partes, el cual no se encuentra relacionado con el tamaño ni el sexo de los individuos.

Palabras clave: calentamiento, homotermia, movimiento, termorregulación, pseudoreposo

Según el mecanismo de termorregulación utilizado, los animales pueden catalogarse en homotérmicos o heterotérmicos. Los homeotermos utilizan la energía obtenida a través de la dieta para invertir en procesos de termorregulación, mientras que los heterotérmicos cambian su actividad física según sus requerimientos metabólicos y la temperatura ambiental (Altringham 1996). Varios investigadores han reportado que para la mayoría de los animales resulta más peligroso experimentar un aumento de unos cuantos grados de calor en su temperatura corporal, que la equivalente disminución de temperatura (Cowles 1939, 1940, 1944 en Reeder & Cowles 1951). El sobrecalentamiento puede causar muerte celular y se ha relacionado con problemas como la esterilidad, sobretodo en machos (Reeder & Cowles 1951).

Los murciélagos del trópico, como el resto de mamíferos que se desarrollan en estas latitudes, no experimentan cambios drásticos en la temperatura ambiental. Sin embargo, la actividad física podría aumentar el calor corporal, alcanzando temperaturas peligrosas, debido a la rapidez neuromuscular que requieren cierto tipo de actividades, como por ejemplo el vuelo en chiropteros. Para evitar esto, los murciélagos utilizan la homotermia, termoregulándose al forrajear, huir de depredadores y realizar despliegues reproductivos (Reeder & Cowles 1951, Altringham 1996).

Aspectos como la capacidad calorífica en reposo, zona neutral térmica, disminución del metabolismo, temperatura ambiental y temperatura rectal, han sido investigadas anteriormente (Burbank & Young 1934, Pearson 1947, Reeder 1949, Scholander *et al.* 1950, Bartholomew *et al.* en Altringham 1996, Zubaid, McCracken & Kunz 2006). No

obstante, el efecto de la actividad física sobre la temperatura y distribución de calor en el cuerpo de los murciélagos, son temas poco estudiados hasta el momento.

Por esta razón, decidimos realizar la presente investigación, con el objetivo de conocer cómo se distribuye el calor sobre el cuerpo de dos especies de murciélagos insectívoros (*Molossus molossus* (Molossidae) y *Myotis nigricans* (Vespertilionidae)) y determinar si la temperatura superficial varía según la actividad física que realicen. Proponiendo que esta variación existe, se predice que la actividad física aumenta la temperatura superficial de los murciélagos, debido a una mayor irrigación sanguínea. Adicionalmente, se evalúa el efecto de dicha actividad en diferentes partes del cuerpo, así como la relación entre la temperatura y caracteres fisiológicos de los individuos.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio.-La investigación se realizó en la comunidad de Agua Buena de Rincón, en el cantón de Osa, en medio de la reserva Forestal Golfo Dulce, Puntarenas (8°42'1.60" N 83°30' 50.40"O; 70 m.s.n.m). Esta comunidad es parte del Área de Conservación Osa, presenta Bosque Muy Húmedo Tropical predominando entre pequeñas fincas agropecuarias y pequeñas casas de habitación de la zona.

Especies de estudio.- *Molossus molossus* y *Myotis nigricans* son las dos especies de murciélagos insectívoros más comunes en la zona (Fig.1) Ambas especies se desarrollan en zonas bajas del país y presentan actividad alta al anochecer (Reid 1997).

M. molossus utiliza como refugios los techos de casas, hojas de palma o troncos huecos y se alimenta principalmente de coleópteros. Además, forma colonias de hasta 300 individuos y tolera temperaturas de hasta 40°C durante el día (Reid 1997). *M. nigricans* se refugia en cuevas, troncos huecos o áticos, y su alimentación incluye polillas. Esta especie forma colonias aún más grandes (de hasta 1000 individuos) muy agrupadas, con machos independientes y suelen cambiar el sitio de refugio cada noche (Reid 1997).

Diseño experimental.- Del 13 al 15 de enero de 2017 capturamos los murciélagos colocando 2 redes de niebla (2.5x9m) alrededor de las casas, en donde previamente se habían identificado refugios de ambas especies. Todos los individuos capturados fueron colocados en bolsas de tela y llevados al laboratorio. Inicialmente se tomaron las siguientes medidas corporales para cada individuo: peso (g), longitud del antebrazo (mm), sexo y estado reproductivo ("No Reproductivo" o "Escrotado", y las hembras preñadas fueron liberadas). Luego se volvieron a colocar en la bolsa de tela para procurar un estado de pseudoreposo antes de iniciar con el experimento de temperatura superficial.

Para el experimento de temperatura superficial se establecieron dos tratamientos, según el estado físico de los individuos: pseudoreposo y actividad física. Se inició con los individuos en pseudoreposo, utilizando una cámara térmica (marca, modelo e incertidumbre) para medir la temperatura en las siguientes seis partes del cuerpo: área dorsal, área ventral, ala derecha ventralmente, ala derecha dorsalmente, rostro y uropatagio (Fig. 2). Para esto, se enfocó la cámara en la zona más cálida de cada parte (zona más clara) y se anotó los valores como medidas en pseudoreposo.

Posteriormente los individuos entraban al tratamiento de actividad física, el cual consistió en liberar a los murciélagos y mantenerlos en constante movimiento durante un minuto. Para *M. nigricans* se liberó los individuos dentro de una habitación cerrada de aproximadamente 3X2 m, los cuales volaron de un lado a otro durante 1 minuto. Para *M. molossus* la actividad física tuvo que ser modificada, debido a que esta especie se desplaza a altas velocidades, impidiéndole volar en un sitio tan pequeño como el

disponible. Por lo tanto, los individuos de *M. molossus* eran liberados en el piso en donde se arrastraban utilizando las patas y los antebrazos, durante 1 minuto.

Una vez finalizada la actividad, los individuos de ambas especies eran recapturados e inmediatamente se repetían las mismas mediciones de temperatura superficial realizadas anteriormente (área dorsal, área ventral, ala izquierda ventralmente, ala izquierda dorsalmente, rostro y uropatagio).

Análisis estadístico.- Para analizar las variaciones de temperatura que experimentaron los murciélagos después de la actividad física, se realizaron pruebas T pareadas entre los valores de temperatura de cada una de las partes del cuerpo según el tratamiento (pseudoreposo y actividad). Para las partes que sí presentaron diferencias se realizaron correlaciones lineales (Pearson) para evaluar si existía una relación entre las medidas de tamaño corporal (peso y longitud del antebrazo) y la temperatura superficial corporal.

Resultados

En total se capturaron 83 individuos, 55 de *M. molossus* y 28 de *M. nigricans*, las medidas corporales por especie se resumen en el Cuadro 1. Para ambas especies el patrón de calor superficial se mantuvo relativamente constante entre tratamientos (Fig. 3), variando significativamente solo en la parte central del cuerpo. En *M. nigricans* la actividad física produjo un aumento en la temperatura de ambos lados del cuerpo, dorsal (T=2.93, g.l.=27, p=0.007), y ventral (T=2.35, g.l.=27, p=0.028) (Cuadro 2); mientras que para *M. molossus* se registró un aumento únicamente para el área dorsal del cuerpo (T=2.61, g.l.=54, p=0.01) (Cuadro 3).

Los resultados de la correlación de Pearson, indican que el tamaño de los individuos (peso y largo de antebrazo) y los valores de temperatura superficial no se encuentran estadísticamente relacionados (Cuadro 4).

Discusión

El pecho y el abdomen fueron las partes del cuerpo que se mantuvieron superficialmente más caliente para ambas especies, en el estado de pseudoreposo (Fig. 3). Este resultado es esperable, ya que en esta zona se encuentran la mayoría de órganos internos y la desarrollada musculatura pectoral que caracteriza a este grupo de mamíferos voladores. El segundo valor de temperatura más alto durante el pseudoreposo fue el dorso de las alas (Fig. 3). A pesar de que estas estructuras cuentan con una alta proporción superficie/ volumen, durante el pseudoreposo, los murciélagos se encuentran con las alas recogidas, formando pliegues que engloban una pequeña capa de aire; este microambiente evita la pérdida de calor de la estructura, aumentando su capacidad calorífica (Bartholomew *et al.* en Altringham 1996).

La temperatura registrada durante el pseudoreposo para estas y todas las otras partes del cuerpo en *M. molossus* fue en promedio 1 °C mayor que en *M. nigricans* (Cuadro 2 y Cuadro 3). Esta diferencia podría estar relacionada con el tamaño de las especies (Cuadro 4) y la zona neutral térmica (energía mínima empleada al regular la temperatura corporal), la cual suele variar entre especies de familias no emparentadas filogenéticamente como las evaluadas (Zubaid, McCracken & Kunz 2006). Según este concepto, especies pequeñas como *M. nigricans* pierden calor con facilidad, por lo que requieren alimentarse con mayor regularidad; mientras que especies de mayor tamaño corporal como *M. molossus* no se enfrían tanto, por lo que pueden alimentarse con menos frecuencia (Altringham 1996). Aunque ambas especies son insectívoras, es probable *M.*

nigricans tenga la capacidad de elegir recursos más alimenticios, que suplan los niveles energéticos que requiere para termoregularse. Esto explicaría por qué no existe una correlación entre el tamaño corporal de estos individuos y su temperatura superficial (Cuadro 4) (Altringham 1996).

Las partes más afectadas térmicamente después de realizar actividad física son el dorso y el lado ventral del cuerpo (Fig. 3). Este resultado indica que partes muy importantes para la locomoción de los murciélagos, como las alas y el uropatagio, no se afectan térmicamente por el aumento en la circulación debido a la actividad física. Cuando el ala está extendida, la transferencia de calor se da entre esta parte del cuerpo y el medio, pero al estar en movimiento, la convección del aire hace que estas partes con mayor área expuesta y poco volumen se enfríen con más facilidad (Neuwailer 2002). Esta termorregulación natural podría ser una de las razones por las cuales la temperatura superficial de las alas y el uropatagio no aumentó significativamente, aun cuando estas partes se activaron durante el movimiento (Fig. 3).

Adicionalmente, Neuwailer (2000) afirma que los murciélagos cuentan con una adaptación especial para controlar la circulación corporal según la actividad que realicen. Esta consiste en una anastomosis, conexión directa entre venas y arterias, que permite el paso de sangre entre el cuerpo y algunas secciones de la vascularización de la membrana alar. Esta unión está regulada por un esfínter que permite la salida de la sangre hacia las alas cuando el murciélago está en vuelo, permitiendo el movimiento activo y evitando la pérdida de calor que representa expandir la membrana ante el viento (Neuwailer 2000). Una vez que el murciélago detiene el movimiento de sus extremidades, el cierre del esfínter permite el pliegue de las alas, cortando la circulación que irriga estas partes del cuerpo. Esto genera que la circulación se concentre en el tronco del individuo, aumentando la temperatura superficial en dorso y parte ventral, tal y como lo describen los resultados (Fig. 3). Este mismo sistema explica lo complicado que resulta detectar algún aumento en el grado de temperatura de las alas. Durante el movimiento, la temperatura superficial alar podría ser significativamente mayor que al estar en pseudoreposo; pero al manipular los individuos para fotografiarlos con la cámara térmica, estos pliegan las alas, produciendo dicho cierre circulatorio y perdiendo el calor de las alas al instante (Neuwailer 2000).

Además, según Kluger y Heath (1969) las alas funcionan como estructuras vasodilatadoras que liberan el exceso de calor al medio. Los resultados obtenidos (Fig 3.) reafirman esta función, ya que los valores de temperatura alar no variaron entre tratamientos, sugiriendo que el exceso de calor producido por la actividad física, se disipa efectivamente a través de estas estructuras. Esto permite sugerir que los murciélagos no son térmicamente homogéneos. La parte central del cuerpo cuenta con una temperatura superficial mayor, la cual sí aumenta con la actividad física. Por su parte las alas, el uropatagio y el rostro no retienen tanto calor y tampoco se ven afectadas significativamente por la activación corporal.

En *M. molossus* la actividad física también aumentó la temperatura superficial tanto en el dorso como en el vientre, sin embargo, las pruebas encontraron diferencias significativas únicamente para el dorso (Cuadro 3). Esto pudo deberse a que como se explicó en la metodología, el espacio disponible para el experimento era más pequeño que el requerido por la especie para volar; por lo tanto, la actividad física consistió en arrastrarse por el suelo del laboratorio. Esta superficie es de cerámica, material que resulta frío al tacto, generando que el desplazamiento boca abajo enfriara la parte ventral del cuerpo de los *Molossus*. Por esto, se sugiere que para futuras investigaciones se procure un sitio experimental adecuado, que permita el vuelo, independientemente de la

especie con la que se trabaje. También, resulta pertinente evaluar, si un minuto de actividad es un tiempo representativo para calentar verdaderamente el cuerpo, o si éste dependerá de la especie, el tipo de actividad y el esfuerzo requerido.

En conclusión, el calor superficial de *M. nigricans* y *M. molossus* al estar en pseudoreposo se concentra en el tronco del cuerpo, y podría estar predeterminado metabólicamente por la necesidad de enfriamiento, al refugiarse en sitios que alcanzan altas temperaturas durante el día. La actividad física aumenta la temperatura superficial en ambas especies, especialmente en las partes con mayor actividad circulatoria como lo son el pecho y la espalda. Este aumento podría regularse por mecanismos de disipación de calor a través de las alas, rostro y uropatagio.

Agradecimientos

Le agradezco muy especialmente a Bernal Rodríguez por su excelente participación en el curso, como coordinador del proyecto, profesor y amigo, a Melisa Rodríguez por su asistencia incondicional y tan especial en este y todos los proyectos del curso, a los tres coordinadores Fede (Federico Bolaños), Chirras (Luis Sandoval) y Lalo (Eduardo Chacón) por su acompañamiento, enseñanzas y guía a lo largo del curso, a la Universidad de Costa Rica, la Escuela de Biología y el Laboratorio Osa- golfito. Agradezco sobre todo a cada uno de mis compañeros que trabajaron en el diseño experimental, captura de individuos, toma, análisis y presentación de los datos; muchas gracias por la amistad, el apoyo, las risas y la buena actitud al corretear murcis por cielo y tierra.

Bibliografía

- Altringham, J. D., L. Hammond & T. McOwat. 1996. Bats: biology and behavior. Oxford University Press, Oxford.
- Burbank, R. C. & J. Z. Young. 1934. Temperature changes and winter sleep of bats. *Journal of Physiology* 82: 459-467.
- Hill, J. E., & Smith, J. D. 1984. Bats: a natural history. University of Texas Press, Austin Texas.
- Kluger, M. J., & J. E. Heath. 1970. Vasomotion in the bat wing: a thermoregulatory response to internal heating. *Comparative biochemistry and physiology* 32: 219-226.
- Neuweiler, G. 2000. The biology of bats. Oxford University Press, Oxford.
- Pearson, O. P. 1947. The rate of metabolism of some small mammals. *Ecology*, 28:127-145.
- Reeder, W. G. 1949. Hibernating temperature of the bat *Myotis californicus pallidus*. *Journal of Mammalogy* 30: 51-53.
- Reeder, W. G., & Cowles, R. B. 1951. Aspects of thermoregulation in bats. *Journal of Mammalogy* 32: 389-403.
- Reid, F. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press, Oxford.
- Scholander, P. F., R. Hock, V. Walters & L. Irving. 1950. Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. *The Biological Bulletin* 99: 259-271.

- Villarroel, I, C & J. O.L. Pérez. 2014. Evaluación del uso del hábitat de los murciélagos insectívoros durante la época húmeda en el centro de estudios del bosque tropical "Alta vista"- Santa Cruz. Universidad Autónoma "Gabriel René Moreno", Santa Cruz, Estado Plurinacional de Bolivia.
- Zubaid, A., F. McCracken & T. Kunz. 2006. Functional and evolutionary ecology of bats. Oxford University Press. Oxford.

Cuadros y Figuras



Figura 1. Especies de estudio: *Molossus molossus* (Molossidae) (izq.) y *Myotis nigricans* (Vespertilionidae) (der.)

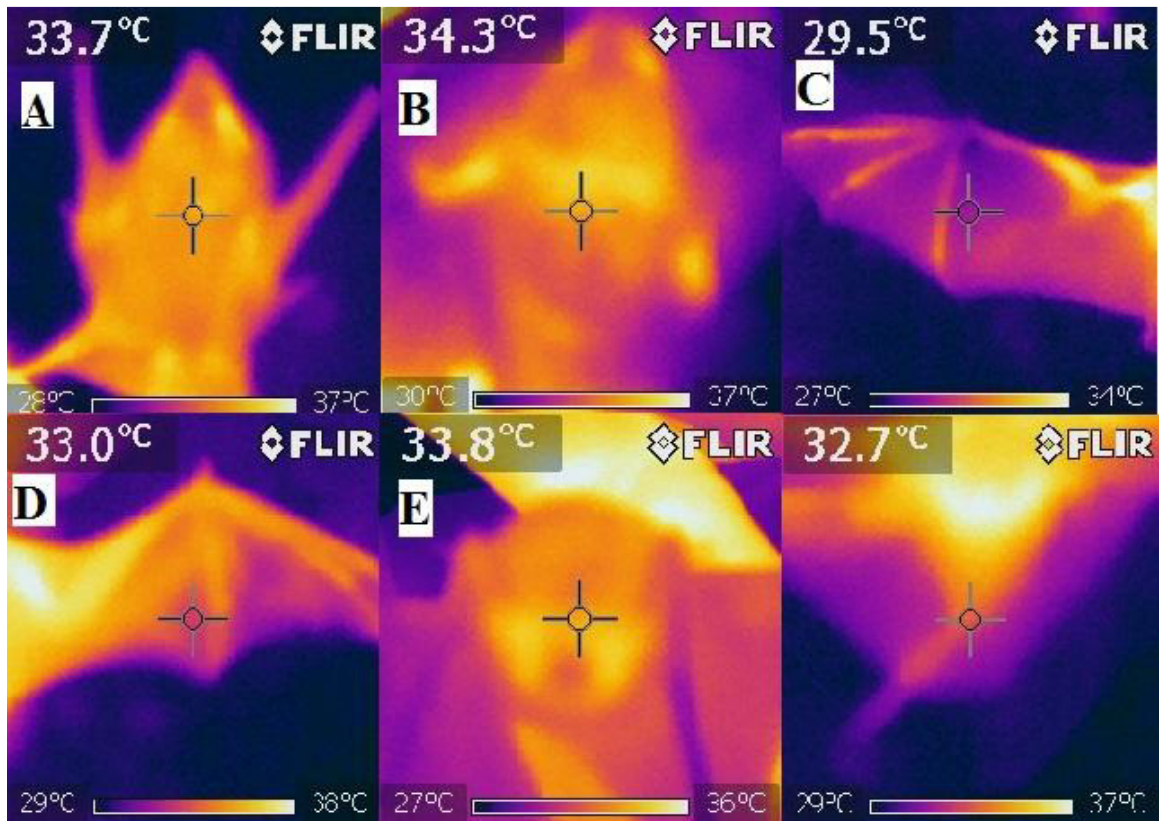


Figura 2. Fotos con cámara térmica de las seis partes del cuerpo medidas superficialmente: A) área ventral cuerpo; B) área dorsal cuerpo; C) ala derecha ventral; D) ala derecha dorsal; E) rostro; F) uropatagio.

Cuadro 1. Medidas corporales y número de machos y hembras capturados por especie (*:10 machos escrotados).

| Especie | Peso (g) | Antebrazo (mm) | Hembras | Machos |
|--------------------------|--------------|----------------|---------|--------|
| <i>Molossus molossus</i> | 13.61 ± 3.91 | 35.36 ± 1.62 | 35 | 20* |
| <i>Myotis nigricans</i> | 11.40 ± 5.18 | 35.22 ± 1.47 | 18 | 10 |

Cuadro 2. Promedios (± error estándar) y Prueba T-pareada para distribución t de Student, indicando diferencias de temperatura superficial (°C) en *Myotis nigricans*, antes y después de actividad física, según la parte del cuerpo. Aumento significativo en el área dorsal y área ventral del cuerpo.

| Parte del cuerpo | Temperatura (°C) según estado físico | | Prueba T (g. l=54) | p |
|------------------|--------------------------------------|--------------|-----------------------|-------|
| | Pseudoreposo | Activo | | |
| Cuerpo dorsal | 33.09 ± 1.45 | 34.76 ± 1.59 | 2.93 | 0.007 |
| Cuerpo ventral | 34.21 ± 0.96 | 35.35 ± 1.51 | 2.35 | 0.028 |
| Ala dorsal | 33.95 ± 0.99 | 33.24 ± 1.77 | 0.51 | 0.61 |
| Ala ventral | 32.91 ± 1.28 | 33.15 ± 1.53 | 0.43 | 0.67 |
| Rostro | 32.94 ± 1.65 | 33.94 ± 1.30 | 1.69 | 0.10 |
| Uropatagio | 33.55 ± 1.08 | 33.57 ± 1.22 | 0.08 | 0.93 |

Cuadro 3. Promedios (± error estándar) y Prueba t-pareada para distribución t de Student, indicando diferencias de temperatura superficial en *Molossus molossus*, antes y después de actividad física, según la parte del cuerpo. Aumento significativo únicamente en el área dorsal del cuerpo.

| Parte del cuerpo | Temperatura (°C) según estado físico | | Prueba T (g. l=54) | p |
|------------------|--------------------------------------|--------------|-----------------------|-------|
| | Pseudoreposo | Activo | | |
| Cuerpo dorsal | 34.47 ± 2.34 | 36.06 ± 1.91 | 2.61 | 0.01 |
| Cuerpo ventral | 35.16 ± 2.10 | 36.02 ± 1.84 | 1.56 | 0,124 |
| Ala dorsal | 34.92 ± 1.56 | 35.02 ± 1.69 | 0.23 | 0.81 |
| Ala ventral | 34.46 ± 1.89 | 34.59 ± 1.66 | 0.29 | 0.77 |
| Rostro | 33.90 ± 2.22 | 34.33 ± 1.75 | 0.77 | 0.44 |
| Uropatagio | 34.46 ± 2.05 | 34.76 ± 1.87 | 0.70 | 0.49 |

Cuadro 4. Valores de correlación de Pearson entre la temperatura superficial y dos variables corporales: peso y longitud del antebrazo. Variables no correlacionadas con la temperatura superficial de los individuos

| Espece | Variable corporal | r | g.l. | p |
|---------------------|------------------------|------|------|-------|
| <i>M. molossus</i> | Peso | 0.27 | 54 | 0.046 |
| | Longitud del antebrazo | 0.15 | 54 | 0.28 |
| <i>M. nigricans</i> | Peso | 0.07 | 27 | 0.70 |
| | Longitud del antebrazo | 0.58 | 27 | >0.01 |

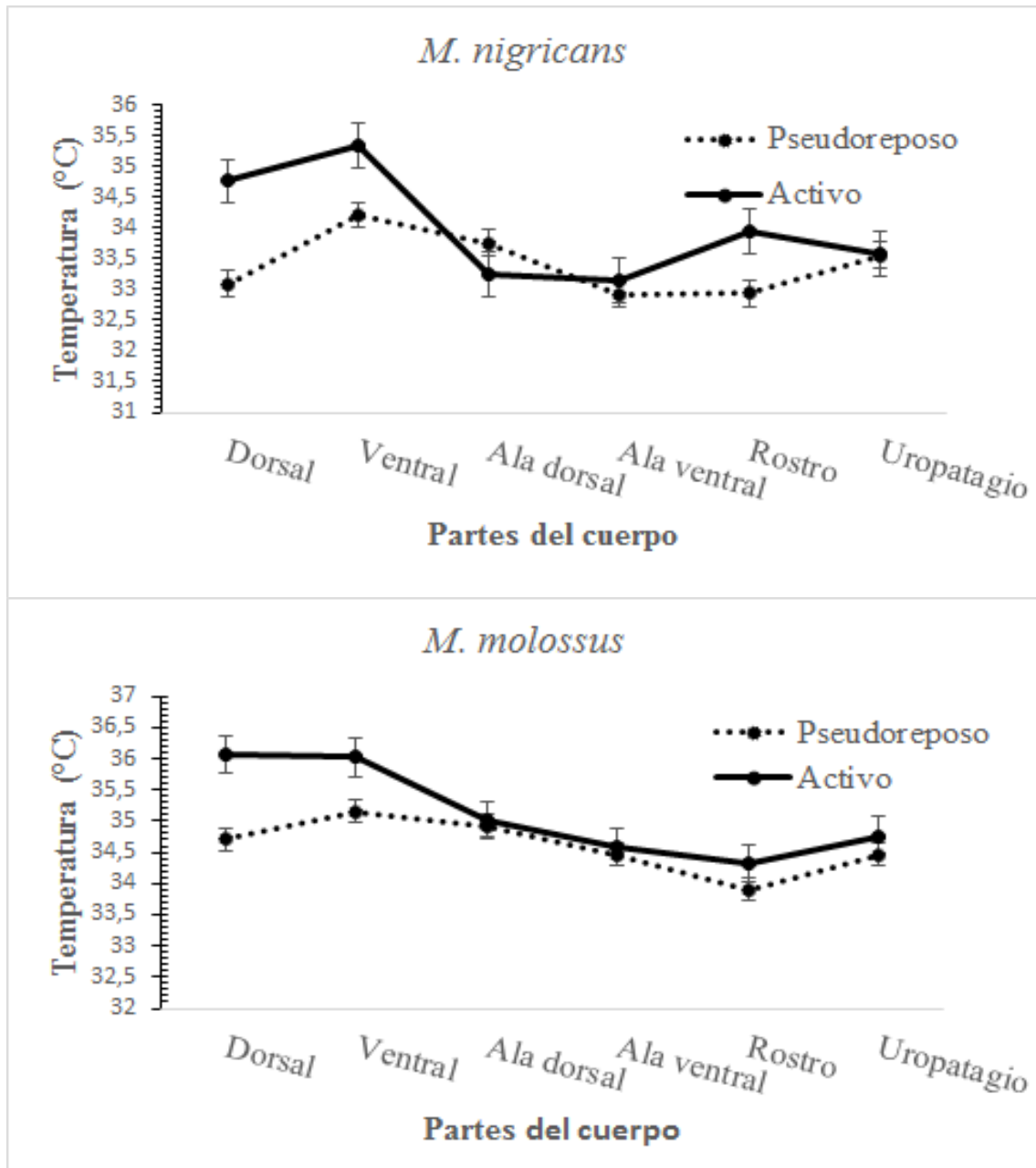


Figura 3. Distribución de temperatura superficial en el cuerpo de *M. nigricans* (arriba) y *M. molossus* (abajo) según el estado físico (Pseudoreposo o Activo).

Llamadas de alarma en aves: Influencia de la estructura y la secuencia del mensaje en la respuesta

Geovanna Rojas-Malavasi

Coordinador Luis Sandoval

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

Analizamos la respuesta de las aves ante distintos playbacks del soterré *Cantorchilus semibadius* al alterar dos características de las llamadas de alerta: la secuencia (o tasa de señal) y la estructura de cada señal en términos del número de elementos de llamada en cada una. La respuesta a los tres tratamientos y el control (puestos en orden aleatorio), los medimos al contar durante los 5 min de estímulo emitidos por un parlante: cuanto tardaban estas en responder, en emitir sus propios cantos, la distancia a la cual se aproximaban y el número de individuos y especies. Esto, dentro de un radio de 5 m que trazamos alrededor del parlante mientras nos situábamos a 8 m. Obtuvimos que las aves solo respondieron distinto al control en los playbacks con las llamadas de alerta no alteradas, esto para todas las variables, menos en la distancia de aproximación que no varió en ninguno con respecto al control. Pensamos que al ser estos estímulos poco comunes y poco familiares no son fácilmente identificables y podrían producirse solamente para contrarrestar los efectos del ruido entre otros factores. Para estas aves las variaciones en las llamadas de alarma no parece indicar mayores amenazas.

Palabras clave: soterré, alerta, tasa de señal, elementos, comunicación acústica.

La comunicación se define como un intercambio de información entre un emisor y un receptor, y puede ir dirigida hacia cualquier individuo o específicamente hacia miembros de la misma especie (Megela *et al.*, 2003). En general la comunicación acústica pueden contener mensajes para evadir depredadores, forrajear, para las crías o cortejo (Megela *et al.*, 2003) Pueden ser mensajes más largos y melódicos con una gran variedad de notas como los cantos (Clarke *et al.*, 2016) o ser elementos acústicos más sencillos y breves como las llamadas (Wilson & Mennill, 2011; Rek & Osiejuk, 2013; Mendez & Sandoval, 2017). Las llamadas pueden presentar diferente secuencia o tasa emisión según la información que se desee transmitir; y pueden variar también la estructura, es decir, de cuantos elementos de llamada están conformadas cada una de las señales (Wilson & Mennill, 2011; Rek & Osiejuk, 2013). Lo cual da mucha versatilidad a las llamadas a la hora de transmitir mensajes (Sandoval *et al.*, 2016; Wilson & Mennill, 2011) y según el entorno en el cual sean emitidos (Wiley, 2006).

El uso de llamadas de alarma en vertebrados está muy difundido (Zuberbühler 2009), y éstas pueden ser reconocidas incluso por individuos de otras especies (Fallow *et al.*, 2011) por lo cual presentan un gran carácter adaptativo. En estudios realizados en Norteamérica con carboneros (*Poecile atricapillus*) donde se modificaron la secuencia de las llamadas (Wilson & Mennill, 2011), así como las tasas de llamadas (Templeton *et al.*, 2005) se encontró que incrementaron la respuesta en comparación a llamadas sin modificar. Por tanto, en este experimento vamos a comprobar si cambios en la secuencia y en la estructura de las señales de las llamadas de alarma del soterré *Cantorchilus semibadius* (Salvin, 1870) influyen en la respuesta de las aves. Esperamos que la respuesta aumente al duplicar la estructura y la secuencia de las llamadas de alarma.

Materiales y métodos

Sitio – Ubicamos los territorios de soterrés presentes en los alrededores de la Estación Interdisciplinaria Osa Golfo Dulce, ubicada en Rincón de Osa (coordenadas). Tomamos datos de nueve territorios durante el día 12 de enero 2017 entre las 06:30 h – 10:30 h y en los días siguientes medimos cinco territorios más para un total de 14 territorios.

Playbacks – Creamos los estímulos utilizando el programa de edición de sonidos Adobe Audition 1.0. Para esto utilizamos grabaciones previas de las llamadas de alarma de *C. semibadius* realizadas con una grabadora Marantz PDM 661 y un micrófono Sennheiser ME 66. Posteriormente, filtramos el ruido ambiental con el mismo programa usando la función FFT con límite inferior a 1kHz y un límite superior a 9kHz. Con esta grabación hicimos tres playbacks de 2 minutos cada uno: (1) llamadas de alarma a una tasa y cantidad de elementos normal (estímulo normal), (2) llamadas con igual cantidad de elementos pero al doble de la tasa (estímulo con estructura normal doble secuencia), y (3) llamadas con doble cantidad de elementos pero a una tasa normal (estructura doble secuencia normal; Fig. 1). Para el primer estímulo creamos un estímulo que contenía siete elementos por llamada y separados cada cinco segundos. Para el segundo estímulo redujimos a la mitad el tiempo que separan cada señal de siete elementos. Para el tercer estímulo mantuvimos el tiempo que separan cada señal en 5 segundos pero duplicamos la cantidad de elementos en cada llamada. Finalmente creamos dos minutos de tratamiento de control, normalizando el sonido a -1dB con el programa Adobe Audition 1.0. Los estímulos se reprodujeron a 80 dB medido a un metro de distancia usando un sonómetro Sper Scientific Modelo 850014 Mini sound meter en respuesta rápida A.

Muestreo – Colocamos en cada uno de los 14 territorios de *C. semibadius* un parlante Anchor AN-Mini 100-12 000 Hz. El parlante lo colocamos entre 0.3 y 2 m de altura conectado a un Ipod nano marca Apple, donde guardamos los playbacks creados y elegíamos para reproducir alguno de los 4 tratamientos. El orden de los tratamientos emitidos no fue siempre el mismo, sino que se varió con el fin de minimizar el efecto de orden, y se hizo de modo en que se repitieran lo menos posible las distintas combinaciones de estímulos. Emitimos cada estímulo durante 2 minutos y en ese tiempo medimos: (1) mínima distancia de aproximación al parlante, en metros; (2) tiempo de la primera vocalización, en segundos; (3) tiempo de aproximación dentro de un radio de 5 m del parlante, en segundos; (4) número de individuos que llegaron, y (5) número de especies. Dejábamos un tiempo de reposo de 5 minutos entre estímulos para permitir que las aves se recuperaran y regresaran a sus actividades normales.

Análisis estadístico – Se realizó un análisis de componentes principales para agrupar las variables respuesta: distancia de aproximación, tiempo de vocalización, tiempo de aproximación, número de individuos y número de especies en dos componentes. El primer componente que llamamos “agresividad” agrupó las variables: número de especies y número de individuos ($r=0.55$), tiempo de aproximación ($r=0.51$) y tiempo de vocalización ($r=0.91$). Esta variable generada explica un 56.2% de la variación en las cinco respuestas originales. El segundo componente solamente agrupó la distancia mínima de acercamiento ($r=0.97$) y explicó un 20.3% de la variación en ésta. Estos componentes constituyen las variables dependientes del modelo, es decir, las respuestas. Cada componente se analizó en un modelo lineal de efectos mixtos cuyas variables independientes fueron el tratamiento que tenía cuatro niveles (control, estructura y secuencia normal, doble estructura secuencia normal, estructura normal doble secuencia) y una variable aleatoria que era el territorio muestreado. Esto con el fin de atenuar la variación adicional que ocasionó las diferencias de respuesta en los territorios, debido a

que cada uno de estos estaba en sitios muy diferentes. Algunos estaban junto a ríos y variaba la cantidad de vegetación en cada altura, por lo cual esto podría afectar el grado de transmisión de los tratamientos (Broom & Slabbekoorn, 2005). Los análisis se realizaron en JMP (version 13.0; SAS Institute, Cary, NC, U.S.A.).

Resultados

Las especies principales de aves que llegaron en respuesta al estímulo se reportan en el cuadro I. La variable respuesta creada de agresividad varió con respecto al control en los tratamientos de estructura con secuencia normal y doble estructura con secuencia normal ($F = 4.4$, $gl=3$, 36 , $p= 0.009$). Mientras que el tratamiento de estructura normal con doble secuencia no varió con respecto al control ni entre tratamientos, como se muestra en la Fig 2. La distancia de aproximación representada por el componente 2 no varió con respecto al control en ninguno de los tratamientos ($F=1.1$, $gl=3,36$, $p=0.36$; Fig 2).

Discusión

Obtuvimos una tendencia a que las aves respondieran más “agresivamente” al estímulo con la secuencia y estructura normal. No parece que cambiar la secuencia y estructura de la llamada de alarma en *C. semibadius* haga que las aves respondan más “agresivamente”, porque las respuestas que obtuvimos no indicaron que las aves se sintieran bajo una amenaza mayor al hacer estas modificaciones al canto normal. Este resultado contradice lo que nosotros esperábamos, porque en las aves norteamericanas de la familia Paridae se ha estudiado este tema, y han probado que cambios en la estructura o secuencia de los cantos sí comunican mensajes acerca del tamaño del depredador (Courter & Ritchison, 2010) o indican el tipo de peligro que se trata (Wilson & Mennill, 2011). Así que deben existir otras razones distintas que sean las que ocasionen que estas aves modifiquen sus llamadas de alerta, y una de ellas puede ser el nivel de ruido (Broom y Slabbekoorn, 2005). En estudios en los cuales se ha ahondado en este factor determinaron que la redundancia (cambiar la estructura aumentando la cantidad de elementos de llamada), es un modo de mantener un mensaje comprensible a pesar del ruido, que las aves y otros animales pueden emplear (Potash, 1972). Otras características de las llamadas de alarma pueden cambiarse debido a la influencia de ruido antropogénico, de otras aves o de otros organismos, como la secuencia (Wiley, 2006). La secuencia también cambia en relación al ruido, una mayor secuencia haría más probable que un sonido emitido por las aves se escuche en medio del ruido (Wiley, 2006). Por tanto, cambiar estos parámetros contribuyen a que el mensaje que se intenta transmitir pierda menos integridad y no deberían responder al tipo de depredador que amenace a las aves (Wiley, 2006). Solamente estamos tomando en cuenta el mensaje emitido y las respuestas observables, no tenemos conocimiento de si ese mensaje llega idéntico a como nosotros lo emitimos a los receptores (Wiley, 2006). Por factores que podrían incluir las diferencias de transmisión del sonido según el hábitat (Brumm & Slabbekoorn, 2002) o la distancia a la cual se encontraban las otras aves, receptoras del mensaje.

Otro factor que reduce la detectabilidad y la respuesta de las señales, es que los tratamientos que fueron manipulados con el programa, que tenían una mayor tasa y una mayor estructura pudieron resultar inciertos o poco familiares (Wiley, 2006) dado que los cambios en la estructura y secuencia son poco usuales en estas aves. Así que bajo esta premisa hay dos opciones: que las aves sean capaces de discernir que son manipuladas artificialmente o que, al ser muy poco usuales, las aves no tengan muy claro cuál reacción deberían tener ante estos estímulos. En este caso, puede ser que la capacidad de

reconocer llamados de alerta con variaciones en su estructura y secuencia haya sido aprendida en algunas aves (Broom y Slabbekoorn, 2005), pero no en la mayoría. Por tanto, esto pudo haber afectado en la respuesta de agresividad en los tratamientos de doble estructura y doble secuencia. También, es posible que la capacidad de reconocer llamadas de alerta con mayor estructura y secuencia la tengan aves de la misma especie sin necesidad de aprenderla (Broom y Slabbekoorn, 2005), pero que no sea así para las otras especies. Tanto los individuos de la misma especie o de otras especies en aves, en general, se ha visto que pueden reconocer llamadas con cambios en la secuencia y estructura si lo han aprendido (Fallow et al., 2011). Por tanto, puede ser que en la población que estudiamos, las aves no hayan aprendido a responder a estas llamadas de alarma modificadas en sus territorios y que por esta razón la respuesta de las aves ante los playbacks no haya sido la que esperábamos. En síntesis, aunque puedan reconocer en menor proporción a las variaciones en la estructura y la secuencia, podrían responder más al canto normal por el simple hecho de que lo reconocieron más rápida y fácilmente (Wiley, 2006).

La distancia de aproximación no varió con respecto al control ni entre tratamientos, por lo cual este factor no respondió como predijimos a los tratamientos y el control. Contrario a lo que se ha visto en otros estudios realizados con *P. atricapillus*, que no solamente las aves de la misma especie comprenden las llamadas, sino que se acercan más o menos según el grado de peligro que éstos comuniquen cambiando estructura y secuencia (Templeton & Greene, 2007) como nosotros lo habíamos esperado. Probablemente las aves se acercan con la misma cautela ante cualquier sitio que transiten, independientemente de que hayan llegado en respuesta de la llamada de alarma o no. Por tanto, esto pudo haber ocasionado que no encontramos diferencia en la distancia a la cual se acercaban las aves y generó ruido en el análisis. Pero a su vez, refuerza nuestros resultados y conclusiones de que las llamadas de alarma y sus variaciones en estas aves no dan esa información acerca del peligro.

En conclusión, parece que el tamaño del depredador y el grado de peligro no es lo que ocasiona que las aves cambien la secuencia o estructura de las llamadas de alarma en sus mensajes. Si hubiera sido esto así, la respuesta de agresividad habría sido mayor en las llamadas de alarma con doble estructura y las de doble secuencia. Así que hay dos cosas principales por evaluar a futuro: si estos cambios en las llamadas de alarma los reconocen solo aves de la misma especie o de ciertas poblaciones al realizar experimentos similares en otros sitios. Si en sitios con más ruido antropogénico cambia este resultado. En cuanto a la distancia de aproximación, no haber observado diferencias podría indicar y refuerza nuestra conclusión final, de que estos cambios en las llamadas de alarma del soterré no comunican diferencias en cuanto a la peligrosidad de los depredadores.

Agradecimientos

Le damos las gracias a la Universidad de Costa Rica y al curso de biología de campo por haber hecho posible el participar en este curso en el Laboratorio Interdisciplinario Osa Golfito, y por habernos brindado los materiales y recursos necesarios. Así como al coordinador Luis Sandoval por haber sugerido el proyecto y por asesorarnos en la temática de bioacústica, ayudar con el análisis estadístico y en la identificación de las aves. Así como a los compañeros que me ayudaron en el muestreo: Sofía Granados, Francinnie Guido, Yanil Bravo y José Miguel Valverde. Y el resto de profesores y compañeros del curso de Biología de Campo 2017 por brindarnos ayuda y consejos

pertinentes, y a la Universidad de Costa Rica y Escuela de Biología por hacer posible nuestra participación en este curso.

Bibliografía

- Brumm, H., Slabbekoorn, H. 2002. Sound radiation patterns in Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) songs. *Journal of Ornithology*. 143: 468-471.
- Brumm, H. & Slabbekoorn, H. 2005. Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behaviour*, 35: 151-209.
- Clarcke, E., Reichard, U. H. & Züberbühler, K. 2006. The syntax and meaning of wild gibbon songs. *PLoS ONE*. 1: e73.
- Courter, J. R. & Ritchison, G. 2010. Alarm calls of tufted titmice convey information about predator size and threat. *Behaviour Ecology*, 21 (5): 936-942.
- Fallow, P. M., Gardner, J. L. & Magrath, R. D. 2011. Sound familiar? Acoustic similarity provokes responses to unfamiliar heterospecific alarm calls. *Behaviour Ecology*. 22: 401-410.
- Megela, A., Fay, R. R. & Popper, A. N. 2003. *Acoustic Communication*, 16, Springer-Verlag, New York.
- Potash, M. L. 1972. Noise-induced changes in calls of the Japanese quail. *Psychonomic Science*. 26: 252-254.
- Rek, P. & Osiejuk, T. S. 2013. Temporal patterns of broadcast calls in the corncrake encode information arbitrarily. *Behaviour Ecology*. 24: 547-552.
- Sandoval, L., Mendez, C. & Mennill, D. J. 2016. Vocal behaviour of White-eared Ground-sparrows (*Melospiza leucotis*) during the breeding season: repertoires, diel variation, behavioural contexts, and individual distinctiveness. *Journal of Ornithology*. 157: 1-12.
- Templeton, C.N., Greene, E. & Davis, K. 2005. Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. *Science*, 308: 1934–1937.
- Templeton, C. N. & Greene, E. 2007. Nuthatches eavesdrop on variations in heterospecific chickadee mobbing alarm calls. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 104(13): 5479–5482.
- Wiley, R.H. 2006. Signal detection and animal communication. *Advances in the Study of Behaviour*. 36:217–247.
- Wilson, D. R. & Mennill, D. J. 2011. Duty cycle, not signal structure, explains conspecific and heterospecific responses to the calls of Black-capped chickadees. *Behavioral Ecology*, 22: 784-790.
- Zuberbühler, K., Naguib, M. & Janik, V. M. 2009. Survivor signals: the biology and psychology of animal alarm calling. pp. 277-322 *In* Burlington, M.A. ed. *Advances in the study of behavior*, Academic Press, California, United States.

Cuadros y figuras

Cuadro 1. Riqueza y abundancia de las especies de aves que respondieron a las llamadas de alarma

| Familia | Especie | Abundancia |
|----------------|--|-------------------|
| Cardinalidae | <i>Habia atrimaxillaris</i> (Dwight & Griscom, 1924) | 4 |
| Cotingidae | <i>Lipagus unirufus</i> (Sclater, 1859) | 1 |
| Emberizidae | <i>Arremon aurantirostris</i> (Lafresnaye, 1847) | 3 |
| Icteridae | <i>Cacicus uropygialis</i> (Sclater & Salvin, 1864) | 2 |
| Ramphastidae | <i>Ramphastos ambiguus</i> (Swainson, 1823) | 1 |
| Thamnophilidae | <i>Thamnophilus bridgesi</i> (Sclater, 1856) | 1 |
| Thraupidae | <i>Ramphocelus costaricensis</i> (Cherrie, 1891) | 2 |
| Trochilidae | <i>Amazilia decora</i> (Salvin, 1891) | 1 |
| | <i>Amazilia tzacatl</i> (De La Llave, 1833) | 5 |
| | sp. indet. | 1 |
| Troglodytidae | <i>Cantorchilus semibadius</i> (Salvin, 1870) | 7 |
| | <i>Troglodytes aedon</i> (Vieillot, 1809) | 2 |
| Trogonidae | <i>Trogon caligatus</i> (Gould, 1838) | 1 |

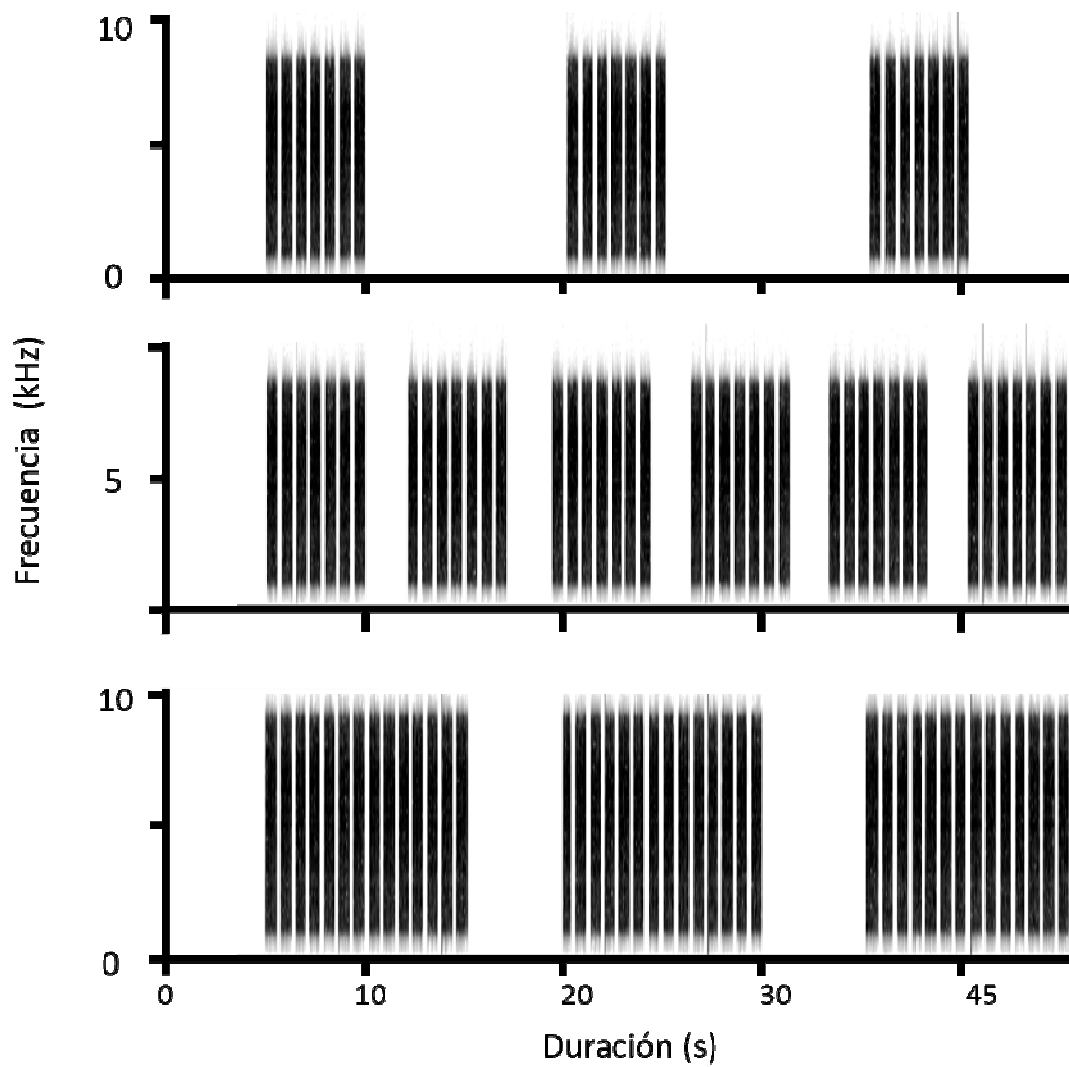


Figura 1. Tratamientos aplicados en cada uno de los territorios. De arriba hacia abajo: Estructura y secuencia normales, Estructura normal doble secuencia, Estructura doble secuencia normal.

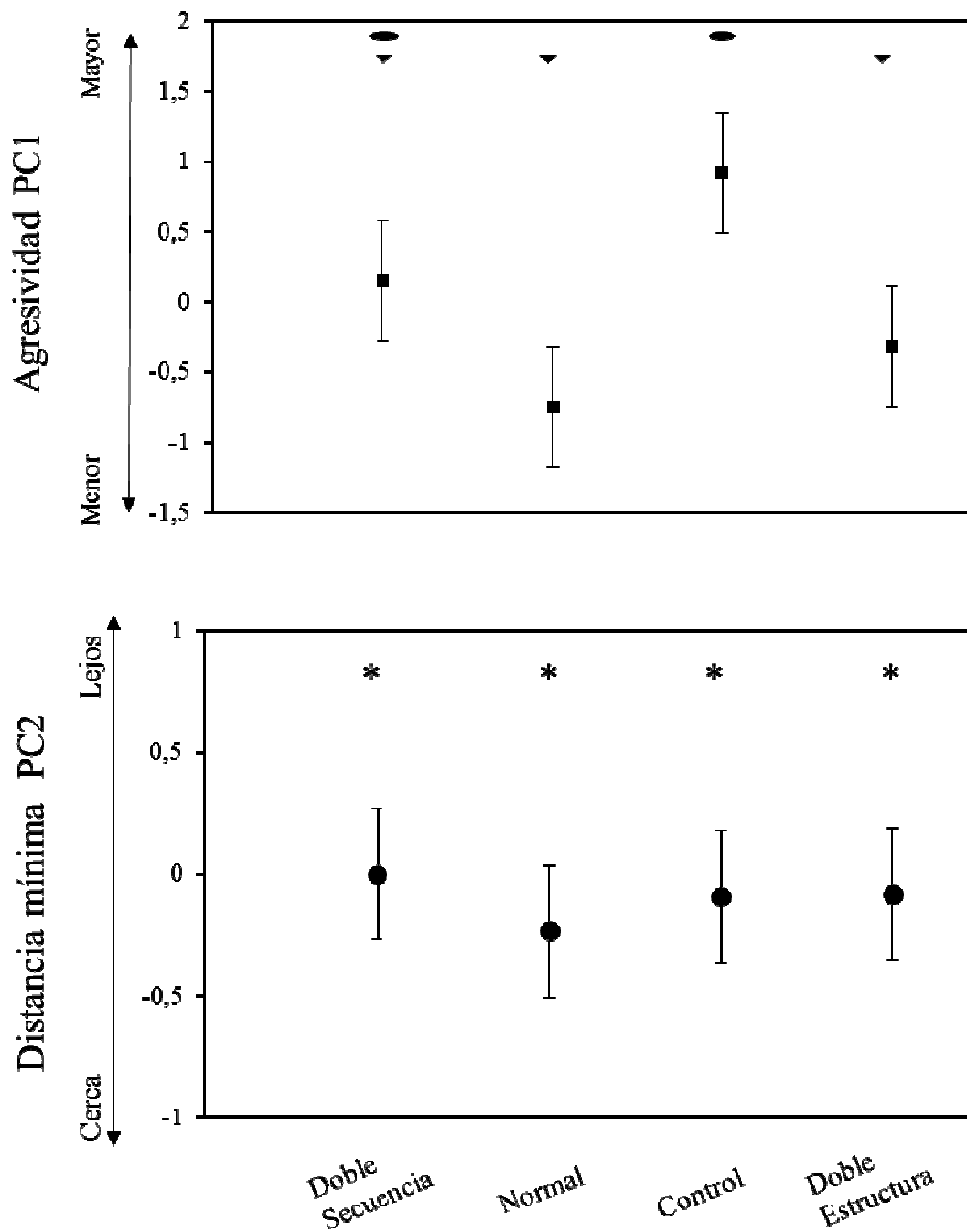


Figura 2. Respuestas de: (a) Agresividad (CP1) compuesta de las variables tiempo de aproximación, tiempo de la primera vocalización, número de individuos y número de especies para cada uno de los tratamientos con su respectiva desviación estándar (error estándar). Los círculos y triángulos representan los tratamientos que variaron juntos y se puede observar que hay diferencias. (b) Distancia mínima de aproximación (CP2), para esta variable no hubo diferencias en la variación para ninguno de los tratamientos esto se representa con los asteriscos (*).

Descripción de tres manglares del Golfo Dulce, Costa Rica

Carolina Sheridan-Rodríguez

Coordinador: Margarita Silva Benavides
Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; csheridanrodriguez@gmail.com

La estructura de los ecosistemas de manglar está afectada por variables geográficas, edáficas y climáticas. En la costa Pacífica de Costa Rica, se presenta gran variabilidad geográfica y climática. En esta, el Golfo Dulce, ubicado en la zona Sur, se caracteriza por poseer gran influencia fluvial en el suministro de agua dulce, nutrimentos y sedimentos a las zonas costeras por parte de ríos como el Río Rincón y el Río Conte. En esta zona los manglares se caracterizan por ser de gran complejidad y extensión debido a la variación en características edafológicas como el tipo de sedimento o la salinidad, geográficas y climáticas que moldean la zona costera. En este estudio, se visitaron los manglares de Río Rincón, Playa Blanca y Río Conte, y se describió la estructura de los manglares de acuerdo a la composición de especies, abundancia relativa y área basal y en relación a su cercanía de la costa, la salinidad y el tipo de suelo. Se observó la presencia de *Rhizophora mangle*, *R. racemosa*, *Laguncularia racemosa*, *Avicennia germinans* y *Pelliciera rhizophorae*. Este estudio evidencia que pueden existir relaciones entre los factores climáticos, observables a través de los factores edafológicos que pueden ayudar a comprender las distribuciones de las especies asociadas a los bosques de manglar.

Palabras clave: Mangle, salinidad, Rincón, Conte, Playa Blanca, Península de Osa

Los bosques de manglar son ecosistemas adjuntos a las zonas costeras circuntropicales a los que se asocian especies de plantas halófilas que crecen en la interfaz entre el mar y la tierra (Walsh 1974, Kathiresan & Bingham 2001). La importancia de este ecosistema se observa en la capacidad de reciclaje de nutrientes y alta productividad, así como protección a la línea de costa ante eventos que pueden causar desastres naturales sumado a los servicios ecosistémicos a modo de albergue de productos forestales comerciales y de juveniles de especies de valor pesquero, (Kathiresan & Bingham 2001).

En estos bosques el clima influye, tanto en la composición florística y faunística, como en la estructura y función de los manglares (Jiménez 1999). Sin embargo, aspectos como la salinidad y cantidad de sedimentos, que pueden interpretarse como factores edafológicos bajo influencia climática, pueden afectar de manera más directa la distribución de las especies de manglar, dependiendo de las adaptaciones específicas que estas presentan (Jiménez 1984). Las especies de plantas que habitan estos ambientes están altamente adaptadas a condiciones como: alta salinidad, exposición a mareas, vientos fuertes, altas temperaturas, suelos arcillosos y anaeróbicos (Kathiresan & Bingham 2001).

Algunos estudios en estos ambientes señalan que la variedad de estrategias adaptativas, tanto estructurales como funcionales, están asociadas a los factores edáficos y climáticos en relación con los principios que gobiernan los patrones de distribución de las especies que habitan los manglares y los sistemas costeros (Pool et al. 1977). Por lo que es posible que la estructura del manglar cambie de un sitio a otra de acuerdo al arreglo de estas condiciones.

El Golfo Dulce, en el sur de Costa Rica, es habitado por bosques de manglar de tamaño y composición variables (Cortés 1992, Quesada-Alpizar & Cortés 2006) y las diferencias en la composición de especies de esta región con las otras regiones se deben

básicamente a variaciones en la intensidad y distribución de las lluvias (Jiménez & Soto 1985). Sin embargo, dentro del Golfo Dulce las condiciones edáficas cambian de un sitio a otro, debido a la configuración geográfica y a la disposición de las desembocaduras de los ríos, por lo que se espera que la estructura de manglar cambie entre sitios. Entonces el objetivo del presente estudio es describir tres diferentes bosques de manglar de Golfo Dulce, ubicados en Río Conte, Playa Blanca y Río Rincón, a través de factores edafológicos como la salinidad y el tipo de suelo en relación con la composición, distribución y área basal relativa de las especies asociadas a estos ambientes.

Materiales y métodos

Sitios de estudio – El Golfo dulce, ubicado en el pacífico sur de Costa Rica es un accidente geográfico de origen tectónico en el que confluyen cuatro ríos principales (Fig. 1). Forma parte de una de las regiones climáticas más húmedas de Costa Rica, con fuertes influencias pluviales. En las aguas circundantes a los esteros se han reportado salinidades entre los 5-25ppm (Jiménez 1984). En el presente estudio se trabajó en la parte interna en la Península de Osa, en la zona Noroeste del golfo (Fig. 1).

Mediciones – Se determinaron transectos paralelos entre si y perpendiculares al borde del manglar, en los que se delimitaron cuadrículas de cinco por cinco metros, separadas por cinco metros entre si. En cada cuadrícula se utilizó un refractómetro de sal (0-28 %, ± 0.2 ppm) para medir la salinidad del agua. Además se identificaron y contabilizaron las plántulas y todos los árboles. A los individuos de altura mayor a 1.5 m se les midió el diámetro del tronco con una cinta diamétrica a la altura del pecho (DAP) en cm. Se caracterizó la granulometría de los sedimentos presentes en la cuadrícula, diferenciando entre limosos, arenosos y arcillosos, o las combinaciones de las categorías en los casos que fue necesario, el comenzando con tipo de sedimento predominante en el sitio.

Variables derivadas – Se calculó la frecuencia relativa de los sustratos presentes por sitio, tomando la presencia de un tipo de sustrato y dividiéndola entre el total de los tipos de sustrato para cada sitio. De la misma manera se obtuvo la frecuencia relativa de las especies presentes en cada sitio, calculada por la cantidad de individuos de una especie determinada, dividida entre la cantidad de individuos totales presentes.

Posteriormente se determinó el área basal definida como la suma de las áreas del tronco de una especie, determinadas por el DAP (González 2006). Y a partir de esta se calculó el área basal relativa para cada especie, por sitio. Para ambas estimaciones se utilizaron las siguientes fórmulas:

$$\text{Área Basal} = \frac{\pi * (DAP)^2}{4}$$

$$\text{Área Basal Relativa} = \frac{\sum \text{Área basal de Sp} * 100}{\sum \text{total Área basal sitio}}$$

Análisis – Se realizó un análisis de varianza y posteriormente un análisis de HSD de Tukey para comparar la salinidad entre sitios y para comparar la salinidad a la que se encuentran las especies en cada sitio, además para las diferencias en salinidad en Río Conte entre los transectos de 0-100 m desde el borde de manglar y 100-200 m.

Resultados

En general, la salinidad promedio del agua en las parcelas fue de 28.54 ppm con desviación estándar de 6.72 ppm (Fig. 2). La salinidad encontrada es diferente entre los sitios ($F=206.1$, $g.l.=2/816$, $p<0.001$) con Río Conte presentando menor salinidad que Playa Blanca ($p<0.001$) y ambos con menor salinidad que Río Rincón ($p<0.001$). En cuanto a la frecuencia relativa del tipo de sustrato, las proporciones de los diferentes sustratos que se observaron se presentan en la Figura 3.

En cuanto las especies de manglar, en Río Conte se contabilizaron individuos de las 5 especies presentes en el estudio: *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn.f. fue la especie más abundante, seguida de *Rhizophora racemosa* G.F.W. Meyer y las menos abundantes fueron *Pelliciera rhizophorae* Triana & Planchon, *Rhizophora mangle* L. y *Avicennia germinans* (L.) Stearn (Fig. 4a). En Playa Blanca, se encontraron 4 especies, las más abundantes fueron *P. rhizophorae* y *R. mangle*. En el caso de Río Rincón *R. mangle* fue la especie dominante con (Fig. 4a). Considerando el área basal, en el Río Conte *L. racemosa* y *A. germinans* ocuparon mayoritariamente el área basal de la cuadrícula (Fig. 4b). En Playa Blanca *P. rhizophorae* fue la que ocupó mayor área basal relativa, seguida de *R. mangle*. Finalmente en Río Rincón la especie con mayor porcentaje de área basal fue *R. mangle* (Fig. 4b).

La salinidad a la que se encontraron las especies resultó diferente ($F=64.26$, $g.l.=4/214$ $p<0.001$), En general *R. mangle* y *P. rhizophorae* se observaron a mayores salinidades que *L. racemosa*, y estas a su vez a mayores salinidades que *R. racemosa* ($p<0.01$). Fig. 5).

En el caso específico de Río Conte la salinidad difiere entre los primeros 100 m y los 100 m siguientes ($F=1728$, $g.l.=1/359$, $p<0.001$), es decir, la salinidad de 0-100 m es menor que la de 100-200 m ($p<0.001$) (Fig. 2). y la salinidad en la que se encontraron las especies en este sitio también difiere ($F=62.36$, $g.l.=1/356$, $p<0.001$), *R. racemosa*, *R. mangle* y *P. rhizophorae*, se contabilizaron en menores salinidades que *L. racemosa* y que *A. germinans*.

Discusión

Un meandro del Río Conte divide el transecto realizado en el manglar, en dos partes, una externa con menor salinidad desde el borde del manglar hasta 100 m y otra interna donde la salinidad es mayor entre 100-200 m, generando un ámbito de salinidad más amplio el resto de los sitios (Fig. 2). Tomando en cuenta la distribución de las especies, ya que a mayores salinidades *A. germinans* y *L. racemosa* eran más abundantes y a menores salinidades *R. racemosa*, *R. mangle* y *P. rhizophorae* (Fig. 5), este ámbito probablemente permite la coexistencia de más especies comparado con otros manglares, como se observó en los datos (Fig. 4).

Estas características pueden ayudar a comprender a escala de paisaje las distribuciones de las especies, ya que en Río Conte, *L. racemosa* es la especie más frecuente y con mayor área basal relativa, aunque se considera poco abundante y presenta limitaciones para formar rodales en la costa del pacífico sur (Jiménez, 1990, 1999). Por su parte, la especie *A. germinans*, que se encuentra a lo largo de toda la costa pacífica de Centroamérica desde ambientes de muy baja salinidad (Jiménez, 1990) hasta máximos de 100 ppm (Soto & Jiménez 1982, Jiménez 1984), fue menos frecuente que *L. racemosa* en ese sitio, pero abarcó una gran parte del área basal observada (Fig. 4b).

En Playa Blanca se observó una menor salinidad que en Río Rincón y se observó una mezcla de sedimentos en su mayoría limosos arenosos y arcillosos limosos (Fig. 3). En este sitio *P. rhizophorae* y *R. mangle* presentan mayor frecuencia relativa y a su vez aportan la mayor parte del área basal relativa para el sitio (Fig. 4). *P. rhizophorae* destaca entre los componentes florísticos de manglares con climas lluviosos (Jiménez 1984) y que es abundante en la zona del pacífico sur, en sitios influenciados por la alta precipitación y abundante escorrentía, es decir, se presenta en bajas salinidades donde además tiene un desarrollo estructural complejo (Soto & Jiménez 1982, Jiménez 1984).

En Río Rincón, que fue el sitio con mayor salinidad, el suelo se clasificó en su totalidad como arcilloso limoso y predomina *R. mangle* tanto en frecuencia como en área basal relativa. Dicha especie se puede encontrar viviendo en zonas con salinidades de hasta 60 ppm, y puede formar densos rodales con fustes poco desarrollados, con raíces aéreas que se confunden con los troncos. Generalmente encontrados en suelos poco consolidados, bajo influencia de los meandros (Soto & Jiménez 1982, Jiménez 1984, 1987). Mientras que *P. rhizophorae* junto con *R. racemosa* aunque se observaron a una baja frecuencia relativa, abarcan gran parte del área basal relativa.

Las variaciones climáticas relacionadas con la lluvia y sus efectos sobre procesos terrestres (Brinson *et al.* 1974) como los tomados en cuenta en este estudio, acoplados a los mecanismos de lixiviación de las sales circundantes que incorporan grandes cantidades de nutrientes al sistema (Hicks & Burns 1975, Cintron *et al.* 1978, Jiménez 1987, 1999, Jiménez & Soto 1985), afectan las zonas costeras y generan una transición provocada por un gradiente de salinidad e inundación. Es ahí donde las especies halófitas se mezclan con especies de ambientes salobres o de agua dulce (Brinson *et al.* 1974).

Juntas, todas las especies mencionadas forman parte de la vegetación nuclear de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica y las especies del género *Rhizophora*, junto a *L. racemosa* y *A. germinans* se distribuyen en toda la costa Pacífica, aunque esta última es más abundante en el Pacífico seco donde presenta extensos rodales en la parte interna del bosque (Jiménez, 1990). Y es que la variabilidad de los factores limitantes asociados a esta interfaz (p.ej.: salinidad, precipitación) han mostrado efecto en los patrones de diversidad y abundancia de las especies en el Pacífico Norte (Jiménez & Soto 1985), y en lo previamente estipulado para los sitios de Río Rincón y Playa Blanca (Samper-Villarreal & Silva-Benavides 2015).

Tomando en cuenta que la frecuencia absoluta de las especies puede ayudar a describir los patrones de distribución (González 2006) y que estos procesos asociados a factores edafológicos derivados del clima tienen una relación directa con el desarrollo estructural de los manglares (Pool *et al.* 1977), tanto la composición florística como la estructura de los manglares, parecen estar determinadas por los factores climáticos e hidrológicos, presentando mayores alturas, diámetros de copa y áreas basales en los árboles que se encuentran en sitios expuestos a un abundante suministro de agua dulce (Jiménez 1999).

Como se observa en la Figura 5 las adaptaciones de algunas de las especies a la salinidad, permiten que se extiendan a sitios en salinidades altas, mientras que otras especies tienden a aprovechar el espacio de influencia del agua dulce, por lo que los patrones de distribución entre los sitios tienden a variar si la salinidad varía. Este efecto sobre el desarrollo estructural de mayor masa boscosa en climas lluviosos, que en climas secos, considerando que las salinidades de la masa de agua en esta zona son, en promedio, menores (15-25 ppm) que en climas secos estacionales (20-35 ppm) (Jiménez 1999), puede observarse en la formación de rodales más extensos en las

desembocaduras de los ríos más grandes, como es el caso de la desembocadura del Río Rincón (Cortés 1992).

Este estudio evidencia que pueden existir relaciones entre los factores climáticos, observables a través de los factores edafológicos que pueden ayudar a comprender las distribuciones de las especies asociadas a los bosques de manglar, sin embargo, dada la diferencia morfológica de algunas especies, se podría acoplar las observaciones a otras mediciones de biomasa que pueden ayudar a comprender la abundancia y distribución relativa en el paisaje.

Agradecimientos

Se le agradece a Ana Margarita Silva Benavides por su aporte a la realización y estructuración de esta investigación, a todos los estudiantes que contribuyeron a la toma de datos y a Eduardo Chacón Madrigal por el apoyo en el campo y ayuda con el análisis.

Bibliografía

- Brinson, M., L.G. Brinson, & A.E. Lugo. 1974. The gradient of salinity, its seasonal movement and ecological implications for the lake Isabal - Río Dulce ecosystem, Guatemala. *Bulletin of Marine Science* 24: 533-544.
- Cortés, J. 1992. Los arrecifes coralinos de Golfo Dulce, Costa Rica: aspectos ecológicos. *Revista de Biología Tropical* 40: 19-26.
- González, A. R. 2006. *Ecología: Métodos de muestreo y análisis de poblaciones y comunidades*. Pontificia Universidad Javeriana.
- Graham, A. 1977. New records of *Pelliciera* (Theaceae/Pellicieriaceae) in the Tertiary of the Caribbean. *Biotropica* 9: 48-52.
- Hicks, D .B., & L. A. Bums. 1975. Mangrove metabolic response to alternations of natural freshwater drainage to southwestern Florida estuaries. In: G. Walsh, & S. Snedaker (eds.). *Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves*, Inst. Food and Agric. Sciences, Florida.
- Jiménez, J. A. 1984. A hypothesis to explain the reduced distribution of the mangrove *Pelliciera rhizophorae* Tr. & Pl. *Biotropica* 16: 304-308.
- Jiménez, J. A. 1999. Ambiente, distribución y características estructurales en los Manglares del Pacífico de Centro América: Contrastes climáticos, p. 51-70. In: A. Yáñez-Arancibia y A. L. Lara-Domínguez (eds.). *Ecosistemas de Manglar en América Tropical*. Instituto de Ecología A.C. México, UICN/ORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring MD USA. 380 p.
- Jiménez, J. A. & K. Sauter, 1991. Structure and dynamics of mangrove forests along a flooding gradient. *Estuaries and Coasts* 14: 49-56.
- Jiménez, J. A., & Soto, R. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 33: 25-37.
- Jiménez, J. A., Lugo, A. E., & Cintron, G. 1985. Tree mortality in mangrove forests. *Biotropica* 17: 177-185.

- Jiménez, J. A. 1981. The mangroves of Costa Rica : a physiognomic characterization Master's Thesis, University of Miami, Coral Gables, Florida. 130 pp.
- Kathiresan, K., & Bingham, B. L. 2001. Biology of mangroves and mangrove ecosystems. *Advances in Marine Biology* 40: 81-251.
- Pool, D. J., Snedaker, S. C., & Lugo, A. E. 1977. Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, Mexico, and Costa Rica. *Biotropica* 9: 195-212.
- Quesada-Alpizar, M. A., & Cortés, J. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado del conocimiento y perspectivas de manejo. *Revista de Biología Tropical* 54: 101-145.
- Samper-Villarreal, J., & Silva-Benavides, A. M. 2015. Complejidad estructural de los manglares de Playa Blanca, Escondido y Rincón de Osa, Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 63: 199-208.
- Silva-Benavides, A. M., Barboza, J. P., Rodríguez, F. M., & Gairaud, C. G. 2015. Implicaciones sedimentológicas sobre el cambio en la cobertura del bosque de manglar en Boca Zacate, Humedal Nacional Térraba-Sierpe, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 63: 591-601.
- Silva, A. M., & Acuña-González, J. 2006. Caracterización físico-química de dos estuarios en la bahía de Golfito, Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 54: 241-256.
- Silva, A. M., & Carrillo, N. N. 2004. El manglar de Purruja, Golfito, Costa Rica: un modelo para su manejo. *Revista de Biología Tropical* 52: 195-201.
- Solano-Quintero, J., & Villalobos-Flores, R. 2001. Aspectos fisiográficos aplicados a un bosquejo de regionalización geográfico climático de Costa Rica. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos* 8: 26-39.
- Underwood, A. J. 1990. Experiments in ecology and management: their logics, functions and interpretations. *Austral Ecology* 15: 365-389.
- Underwood, A. J., Chapman, M. G., & Connell, S. D. 2000. Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 97-115.
- Walsh, G. E. 1974. Mangroves: A review. In, R. J. Reimold and W. H. Queen (Eds.). *Ecology of Halophytes*. Pp.51- 174. Academic Press, N.Y.

Cuadros y Figuras

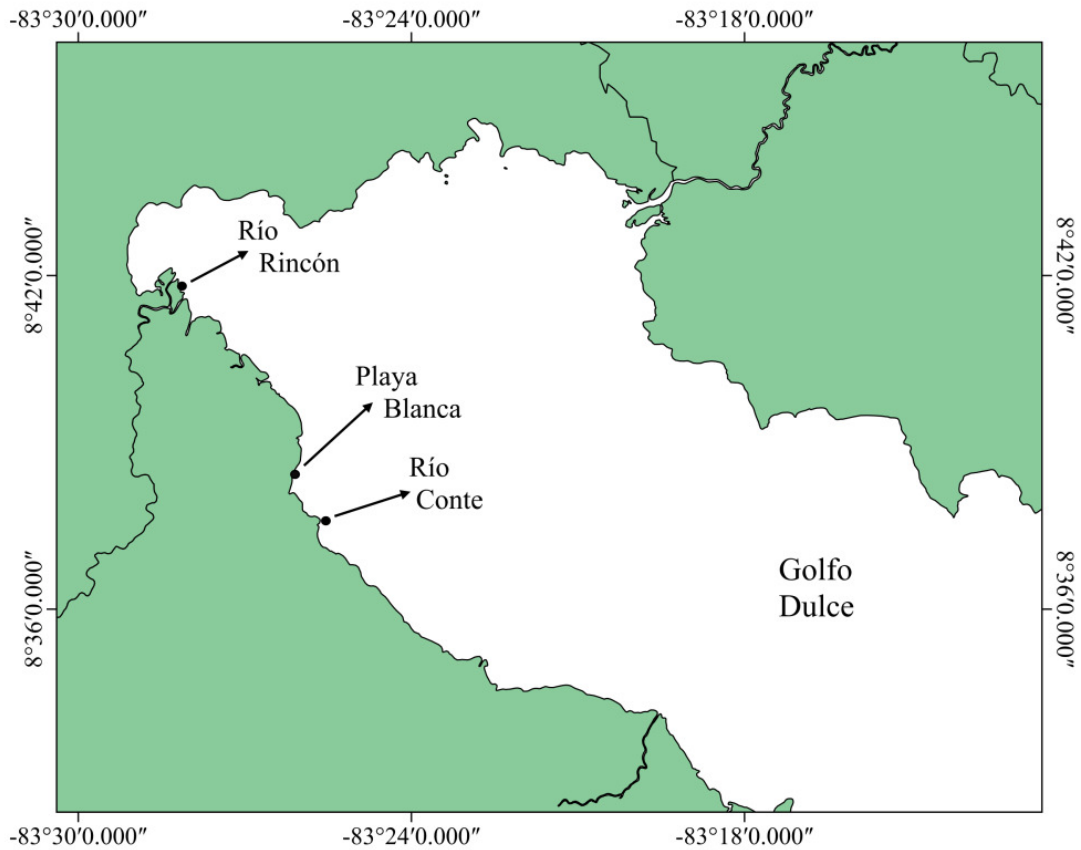


Figura 1. Mapa de la región y zonas de estudio

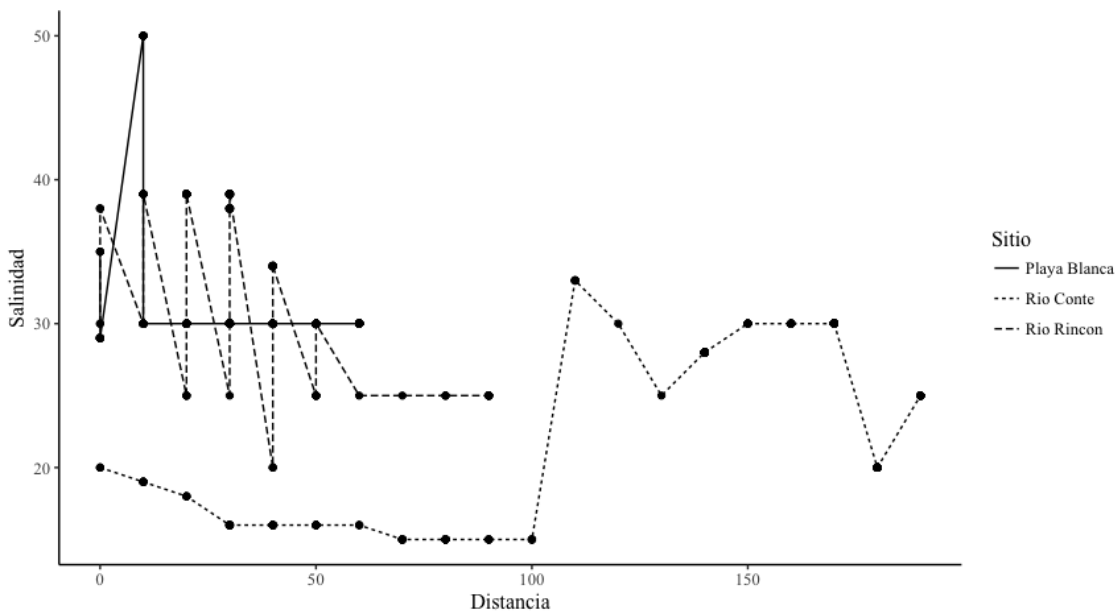


Figura 2. Perfil de salinidad (ppm), por distancia (m) de los transectos observados en Río Conte, Playa Blanca y Río Rincón según la distancia desde el borde del manglar

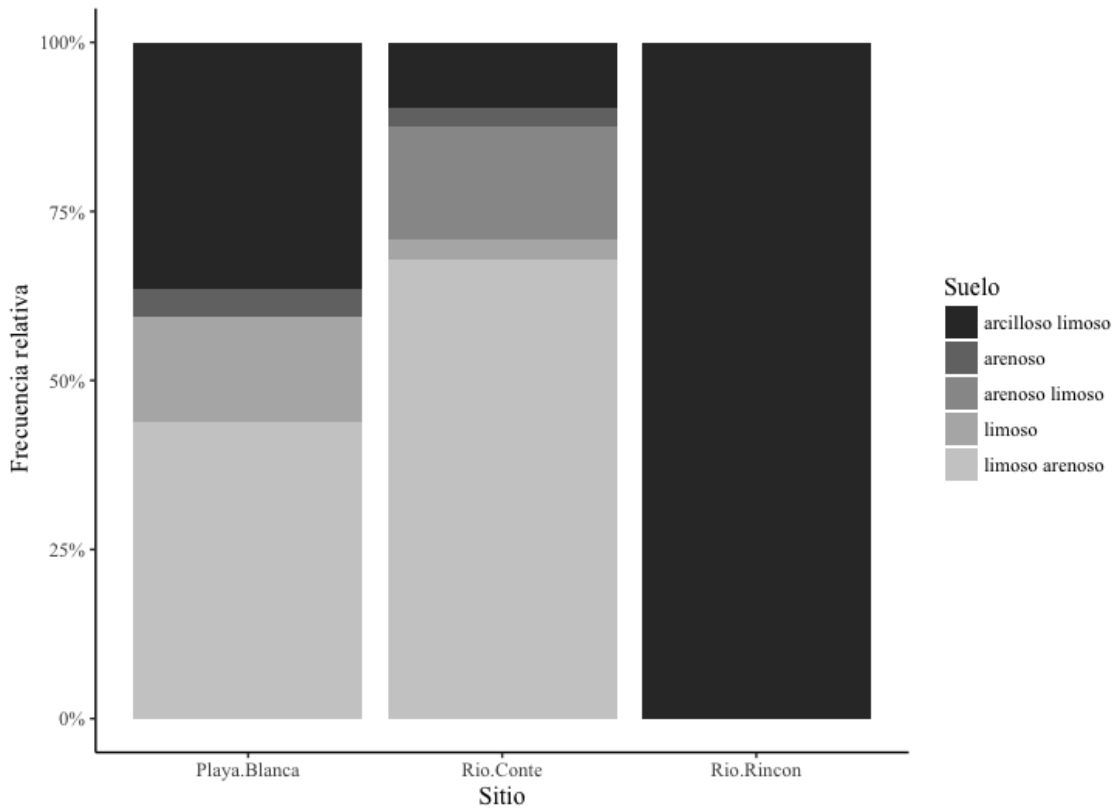


Figura. 3. Frecuencia relativa del tipo de sustrato según el tamaño del grano en cada uno de los manglares descritos en el Golfo Dulce.

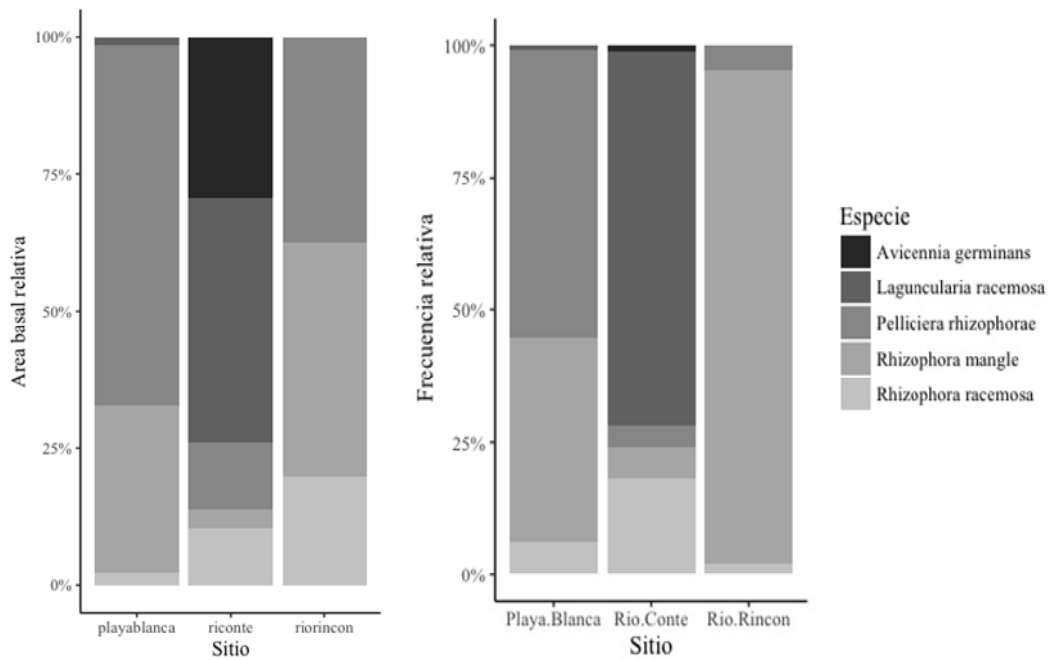


Figura. 4. a) Frecuencia relativa y b) Área Basal de las especies de manglar en cada uno de los manglares estudiados.

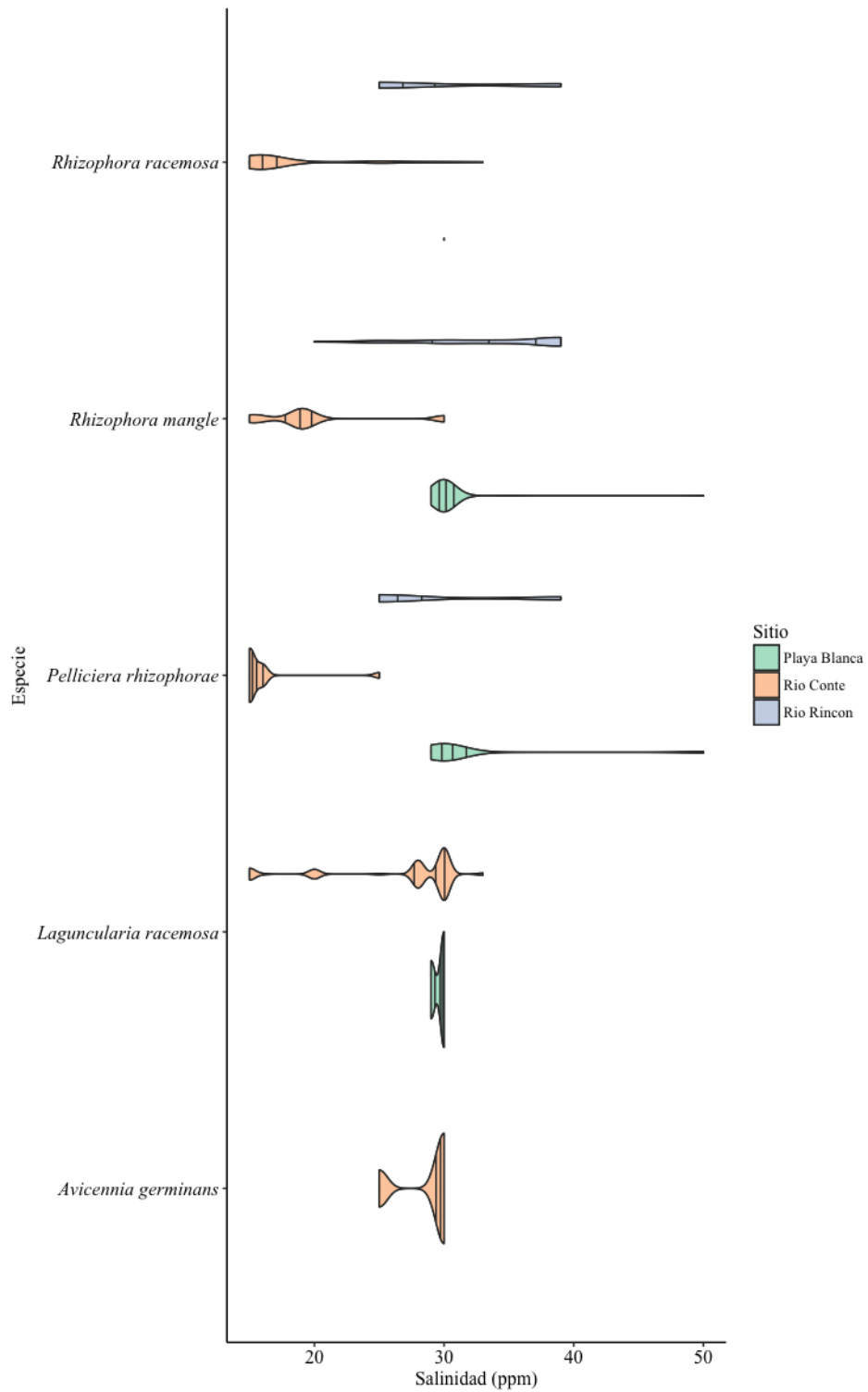


Figura 5. Distribución de frecuencia de las especies de manglar según la salinidad de la parcela en cada uno de los manglares descritos en el Golfo Dulce. Las líneas verticales indican los cuartiles y medianas de los datos para cada especie por sitio.

Daño foliar en *Heterotis rotundifolia* (Sm.) Jacq.-Fél. según la presencia de diferentes estructuras reproductivas

Alejandra Vargas-Gamboa

Coordinador: Gilbert Barrantes Montero

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

La complejidad de las interacciones que tienen los animales con las plantas abarca muchos aspectos de interés, como lo es la herbivoría. En este estudio se determinó el grado de herbivoría en plantas de *Heterotis rotundifolia* de acuerdo al tipo de estructura reproductiva que tuviera la planta en ese momento (flor, fruto o ninguna). Se encontró que existe mayor daño foliar en las plantas con frutos o flores respecto a las que solo se encuentran en estado vegetativo. Variables como la cobertura de dosel no indicaron diferencias entre las distintas plantas respecto al daño foliar que presentaban, como sí lo hizo el largo del tallo. Se concluye que el estudio de la herbivoría en *H. rotundifolia* necesita abarcar variables relacionadas con la reproducción de la misma, como la cantidad de flores y frutos producidos.

Palabras clave: herbivoría, planta herbácea, frutos, flores, Melastomataceae

Las interacciones planta-animal abarcan relaciones de alta complejidad y especificidad como la polinización o la dispersión de semillas (Jordano *et al* 2003). En muchos casos, para que esta relación sea efectiva, las plantas no sólo deben hacer un gasto energético para atraer a los polinizadores o dispersores, como la producción de flores de colores llamativos o con olores fuertes (Bawa 1990) sino que generalmente dan recompensas en forma de néctar, aceites, polen, fragancias, entre otras (Thomson & Plowright 1980). Sin embargo, éstas mismas señales pueden atraer también a otros organismos que no cumplen con una función beneficiosa para la planta, sino que podrían depredarla (Strauss *et al.* 1996).

La herbivoría podría ocasionar desde un daño leve a uno que afecte la aptitud de la planta (Strauss *et al.* 1996) o el éxito reproductivo. Incluso al estar la planta resistiéndose a los herbívoros, el costo energético para producir metabolitos secundarios podría generar que produzca menos estructuras reproductivas, que el crecimiento de la planta cese o incluso la muerte de la planta (Mothershead & Marquis 2000). Los estudios que buscan mostrar cómo la herbivoría afecta el éxito reproductivo de la planta, es decir, en la producción de polen, óvulos, frutos o semillas, son abundantes (Gramacho *et al.* 2001). Sin embargo, son pocos los estudios que muestran como estas mismas estructuras reproductivas pueden hacer más o menos atractiva la planta para los herbívoros (Adler & Bronstein 2004).

Por lo tanto, este trabajo tiene el objetivo de determinar si la variación en el grado de herbivoría en la planta herbácea *Heterotis rotundifolia* está afectada por la presencia de estructuras reproductivas. Esta planta de la familia Melastomataceae es originaria de África tropical y naturalizada en Australia, islas del Pacífico, América Central y Caribe (Davidse *et al.* 2009, Hyland *et al.* 2010, USDA-ARS 2013). Se reproduce tanto por semillas como por estolones que se fragmentan, características que le permiten a esta especie desplazar vegetación nativa y catalogarla como invasora (Space & Flynn 2000), esta particularidad hace que sea muy abundante, facilitando así el uso de esta planta para experimentación. Además, las plantas de esta especie presentan flores y frutos en la misma época del año y en el mismo sitio. Se espera que las plantas con mayor cantidad

de estructuras reproductivas tengan mayor presencia de herbivoría al ser más llamativas para los distintos organismos.

Materiales y métodos

Sitio de estudio.— El muestreo se realizó el 13 de enero del 2017 de 7:00 am a 11:00 am. Se localizó un parche de *H. rotundifolia* ubicado en una zona abierta en Agua Buena de Rincón de Osa, Puntarenas (8° 41' N; 83° 31' W, aprox. 100 msnm). La zona de estudio se clasifica como Bosque muy húmedo Tropical según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1987). Según estimaciones de Hernández (2005) el sitio cuenta con una precipitación media anual de 4247 mm y temperaturas promedio anuales de 26°C. El sitio de estudio está inmerso en una región con uso forestal y agrícola, y a su vez colindante con un bosque en regeneración (Barrantes & Lobo 2005).

Diseño experimental.— Para determinar el grado de herbivoría en *H. rotundifolia* se demarcaron dos hileras de cuadrículas de 50 x 50 cm, cada hilera estaba distanciada entre sí por 2.5 m, mientras que las cuadrículas estaban separadas entre sí por 1 m de distancia. Debido a que esta especie es de crecimiento clonal y no se puede distinguir las plantas individuales, se definió como unidad experimental una rama, desde el meristema apical hasta el cuarto nudo de la misma. Se midió la longitud de cada rama como indicador del vigor de la misma. A cada una de estas ramas se le determinó si estaba en estado vegetativo (sin estructuras florales o frutos) o en estado reproductivo (con flor, botón o fruto). Si estaba en estado reproductivo se contaron la cantidad de flores, botones y frutos presentes. Posteriormente las ramas se clasificaron en cuatro grupos: en el grupo "flor" se clasificaron aquellas ramas con flores, con botones o con ambos, en el grupo "fruto" se clasificaron aquellas con sólo frutos, en el grupo "combinación" aquellas con fruto y con flores o botones y en el grupo "vegetativo" se clasificaron aquellas sin estructuras reproductivas. En tres de las cuatro esquinas de la cuadrícula se tomaba una rama en estado vegetativo y al menos dos en estado reproductivo. A cada rama también se le contabilizó la cantidad de hojas que presentaba y a cada hoja se le anotaba la categoría de herbivoría que presentaba según el porcentaje del área foliar removido o dañado por el herbívoro. Las categorías de herbivoría fueron de 0 a 5 con 0 (sin daño), 1 (1-5%), 2 (6-12%), 3 (13-25%), 4 (26-50%) y 5 (51-100%). Con base en esas categorías se determinó el índice de herbivoría (IH) de cada rama, utilizando la siguiente fórmula:

$$I.H. = \sum_{i=0}^5 \frac{(X_i \cdot n_i)}{N}$$

Donde X es la categoría i de daño, n es el número de hojas que presentaron esa categoría y N es el número total de hojas de la rama (Domínguez *et al.* 1989, Dirzo & Domínguez 1995). En estudios previos se ha encontrado que la cobertura de dosel es una variable a considerar cuando se mide herbivoría (Sagers 1992), por lo que para determinar la cobertura de dosel del área muestreada, se tomó una fotografía del cielo sobre cada una de las cuadrículas con ayuda de un ojo de pez, y luego fue analizada con el software ImageJ (Rasband 2016).

Análisis estadístico.— Se utilizaron dos modelos lineales generalizados (GLM por sus siglas en inglés), en ambos se indicó como variable respuesta el índice de herbivoría, en el primero se usaron como predictores: el grupo (combinación, flor y fruto), la cantidad de estructuras por rama, la cobertura de dosel, el vigor de la rama y la cantidad de hojas, se usó la función stepAIC (dirección en ambos sentidos) sobre el modelo para determinar el conjunto de las variables que mejor explicaban los datos. Esto para probar la relación entre el estado reproductivo de las ramas y el índice de herbivoría que estas presentaban.

Para este modelo se siguió la distribución de Poisson. Los análisis se hicieron en el programa R (R Development Core Team 2014). Además, se usó el programa PAST (Hammer 2001) para graficar la distribución de la muestra según su estado reproductivo y de acuerdo a la cantidad de estructuras reproductivas.

Resultados

Se muestrearon en total 300 ramas; 90 en estado vegetativo, 210 en estado reproductivo, de las cuales 100 tenían flor o botón, 60 tenían fruto y 50 tenían combinación de estructuras. Las ramas de *H. rotundifolia* presentaron entre 0 y 5 estructuras reproductivas (Fig. 1). La mayoría de las hojas, de una rama, correspondía con la categoría 0, por lo que el índice de herbivoría no fue alto, varió entre 0 y 3.83 (Fig. 2) en *H. rotundifolia*.

Se encontró que el índice de herbivoría no varió en función de la interacción de la cantidad de estructuras que presenta en la rama y el estado vegetativo de la misma ($z=1.83$, g.l.=295, SE= 0.09, $p=0.06$). Se observó que las ramas con flores tenían mayor presencia de herbivoría cuando se les comparaba con las que estaban en estado vegetativo ($z=2.08$, SE= 0.24 g.l.= 295, $p=0.03$, Fig.3). También se observa mayor herbivoría en el caso de las ramas con frutos que las que están en estado vegetativo ($z=3.48$, SE= 0.25, g.l.=295, $p<0.001$, Fig.3). Sin embargo, no se determinó ninguna variación de la herbivoría en las ramas que presentaban una combinación de estructuras reproductivas en relación a las que no tenían ninguna ($z=1.20$, SE= 0.35, g.l.= 295, $p=0.23$, Fig.3).

Se observó que la cobertura de dosel sobre las plantas de *H. rotundifolia* varió entre 28% y 84%. Sin embargo, no se encontró una interacción entre el porcentaje de cobertura y el índice de herbivoría que presentaban las plantas ($z= -0.079$, SE= 0.002, g.l.= 294, $p=0.93$, Fig.4). Por otra parte, sí se encontró una relación negativa entre el largo del tallo y el índice de herbivoría ($\beta= -0.053$, $z= -2.47$, SE=0.02 g.l.=295, $p= 0.01$, Fig.5), esta relación indica que conforme menor sea la longitud del tallo, mayor es el índice de herbivoría que presenta.

Discusión

El número de estructuras reproductivas en los tallos de *H. rotundifolia* no mostró un efecto en la herbivoría presente en las hojas, ni cuando hay una combinación de las estructuras (Fig. 3), pero sí se observó mayor herbivoría en aquellas ramas que presentaban sólo flores o sólo frutos (Fig. 3). Esto puede deberse a que la planta tiene un mayor gasto energético en la producción de frutos y flores, por lo que la cantidad de metabolitos producida durante este periodo no es la misma a la que tiene la planta en estado vegetativo o en cualquier otro estadio (Boege & Dirzo 2004), esto podría hacer que la planta se encuentre vulnerable ante los herbívoros durante el periodo de floración y fructificación. Por otro lado, las flores de *H. rotundifolia* son de color violeta intenso, lo que podría resultar en un factor desventajoso para la planta, ya que la podría hacerla más atractiva para los herbívoros, por un efecto de conspicuidad (Medinaceli 2004). Según observaciones realizadas en el campo, las flores de *H. rotundifolia* son efímeras, por lo que parece que el paso de floración a fructificación es relativamente corto, lo que dificulta medir el efecto que puede tener la presencia de estas estructuras sobre el daño foliar de la planta. Contrario a lo que se esperaba, la combinación de flores, botones y frutos en la misma rama no presentó mayor daño por herbivoría en comparación con las ramas que

solo presentaban un tipo de esas estructuras (Fig.3), esto puede deberse más a un efecto de muestra pequeña, ya que del grupo combinación se tenía menor cantidad de ramas.

Aunque varios estudios previos (Sagers 1992, Hogan & Machado 2002), mencionan una efecto importante de la cobertura de dosel sobre el daño foliar, en este trabajo no se observó variación del grado de herbivoría en las plantas de *H. rotundifolia*, esto muestra que hay mayor herbivoría por efecto de la presencia de estructuras reproductivas que por la sombra sobre la planta. Sin embargo, la cobertura de dosel y la composición de la cobertura aledaña juegan un papel importante, ya que no sólo hacen que varíe la intensidad de luz que incide sobre las plantas, sino que intervienen en el tipo de organismos herbívoros que pueden frecuentar el sitio (Karban *et al.* 2003). Además, una alta densidad de la planta o de otras que sean llamativas puede aumentar el grado de herbivoría (Karban *et al.* 2003), esto porque existe una mayor probabilidad de sufrir daño foliar si la planta vecina lo presenta.

La relación entre la longitud del tallo de las rama de *H. rotundifolia* y el grado de herbivoría parece coincidir por lo descrito por Coley y Kursar (1996), donde los tallos más cortos serían los más jóvenes y con mayor presencia de herbivoría. Sin embargo, los tallos más cortos tienen menos hojas, por lo que de acuerdo a la estimación de herbivoría de Dirzo & Domínguez (1995), el valor de la categoría de daño de cada una de las hojas tendría mayor importancia dentro de la fórmula a que si hubieron muchas hojas. Por lo que se necesitarían mejores estimadores de edad para poder afirmar que las partes más jóvenes de *H. rotundifolia* son las más afectadas por los herbívoros.

En conclusión, si se observó un mayor grado de herbivoría en *H. rotundifolia*, cuando la planta tiene presencia de estructuras como flores o frutos en comparación a las que no tenían. Sin embargo, en este estudio no se tuvo en cuenta la determinación de las defensas químicas que podría estar produciendo *H. rotundifolia*, que podría ayudar a definir si la presencia de distintas estructuras reproductivas podrían estar cambiando la capacidad de defensa química de las plantas. Además, se podría incluir otras variables en el diseño experimental que podrían estar afectando la herbivoría en la planta, como la edad de las hojas, medición de variables ambientales (humedad, temperatura...), fenología de la planta así como la observación de los herbívoros que atacan a las plantas de *H. rotundifolia* ya que esto podría ayudar a comprender mejor como se da esta interacción planta-animal.

Agradecimientos

A Gilbert Barrantes por su colaboración en el planteamiento del proyecto, en el trabajo de campo y su ayuda con el análisis de los datos. A Luis Sandoval por sus sugerencias en el análisis de los datos. Y a Carolina Sheridan, Andrés Duarte, María José Monge y Adriana Arce por la toma de datos en el campo.

Bibliografía

- Adler, L. S., & J. L. Bronstein. 2004. Attracting antagonists: does floral nectar increase leaf herbivory? *Ecology* 85: 1519-1526.
- Barrantes, G. & J. Lobo. 2005. Protección de áreas silvestres en el bosque lluvioso del Pacífico húmedo de Costa Rica, pp. 239-252. *In*: Bolaños, F. & J. Lobo, eds. Historia Natural de Golfito. INBio, Costa Rica.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.

- Boege, K. & R. Dirzo. 2004. Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpiniaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Vegetation* 175: 59-69.
- Coley, P. D. & T. A. Kursar. 1996. Antiherbivore defenses of young tropical leaves: Physiological constraints and ecological tradeoffs, pp. 305-336. *In*: Smith, A. P., Mulkey, S. S. & Chazdon, R. L., eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Davidse, G., M. S. Sousa, S. Knapp & F. C. Chiang. 2009. Cucurbitaceae a Polemoniaceae. *Flora Mesoamericana* 4:1-855.
- Dirzo, R. & C. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests, pp. 304-345. *In*: S. Bullock, S. Mooney & E. Medina, eds. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University, Massachusetts.
- Domínguez, C., R. Dirzo & S. Bullock. 1989. On the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). *Oikos* 56: 109-114.
- Gramacho, M., T. Santander & A. G. Farji-Brener. 2001. Efectos de la herbivoría sobre la cantidad de óvulos en *Loasa speciosa* (Loasaceae). *Revista de Biología Tropical* 49: 513-516.
- Hammer, Ø., D. A. Harper & P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9.
- Hernández, G. R. 2005. Mapa Climatológico de Costa Rica. Escuela de Ciencias Geográficas, Universidad Nacional de Costa Rica. Disponible en: <http://www.una.ac.cr/geocrad/mapas/index.html>. Accedido el: 2 abril 2017.
- Hogan, K. & J. L. Machado. 2002. The light environment in tropical forests: biological implications and measurements, pp. 119-144. *In*: M. R. Guariguata & G. H. Kattan, (Eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Agroamerica Press, San Jose, Costa Rica.
- Holdridge, L. R. 1987. *Life Zone Ecology*. Revised edition. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- Hyland, B., T. Whiffin, F. A. Zich, S. Duffy, B. Gray, R. Elick, F. Venter & D. Christophel. 2010. *Australian Tropical Rainforest Plants*. 6ª edición. Australian Tropical Herbarium, Australia.
- Jordano, P., J. Bascompte & J. M. Olesen. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology letters* 6: 69-81.
- Karban, R., J. Maron, G. W. Felton & H. Eichenseer. 2003. Herbivore damage to sagebrush induces resistance in wild tobacco: evidence for eavesdropping between plants. *Oikos* 100: 325-332.
- Medinaceli, A., F. Miranda-Avilés, N. P. Flores-Saldaña & E. Gutierrez-Calucho. 2004. Herbivoría en relación al tamaño de la planta y a las diferencias de exposición de *Pilea* sp. (Urticaceae) en la Estación Biológica Tunquini, Cotapata, La Paz-Bolivia. *Ecología en Bolivia* 39: 4-8.
- Mothershead, K. & R. J. Marquis. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant–pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81: 30-40.

- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. R Core Team, Vienna, Austria. Disponible en <http://www.R-project.org/>
- Rasband, W. S. 2016. ImageJ, U. S., versión 1.51 j8. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Disponible en: <http://imagej.nih.gov/ij/>
- Sagers, C. L. 1992. Plasticity of plant defenses in a neotropical shrub: effects of light and genotype. *Bulletin of the Ecological Society of America* 73: 332.
- Space, J. C. & T. Flynn. 2000. Observations on invasive plant species in American Samoa. Honolulu, Hawaii, USA: USDA Forest Service, Pacific Southwest Research Station, Institute of Pacific Islands Forestry. Disponible en: <http://www.hear.org/pier/reports/asreport.htm>. Accedido el: 28 febrero 2017.
- Strauss, S. Y., J. K. Conner & S. L. Rush. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *The American Naturalist* 147: 1098-1107.
- Thomson, J. D. & R. C. Plowright. 1980. Pollen carryover, nectar rewards, and pollinator behavior with special reference to *Diervilla lonicera*. *Oecologia* 46: 68-74.
- USDA-ARS. 2013. Germplasm Resources Information Network (GRIN). Online Database. Beltsville, Maryland, USA: National Germplasm Resources Laboratory. Disponible en: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxon/taxonomysearch.aspx> Accedido el: 2 Abril 2017.

Cuadros y figuras

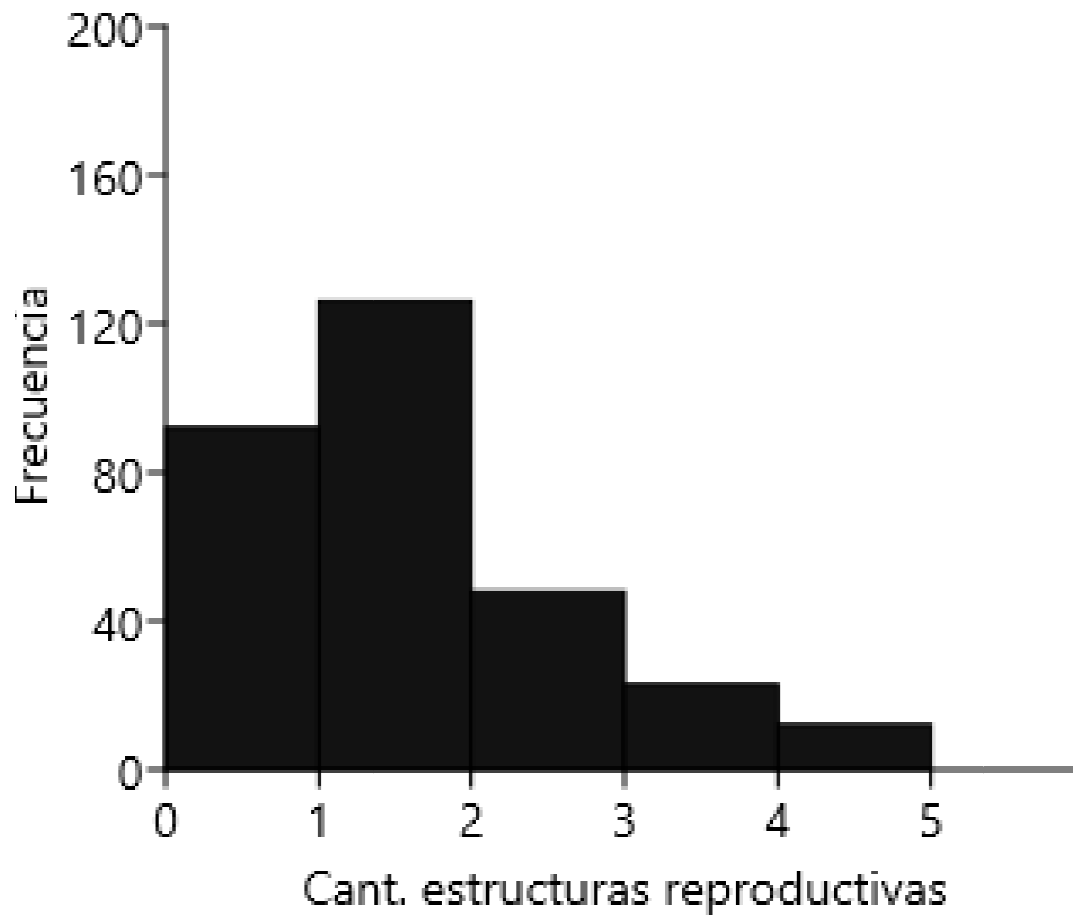


Figura 1. Frecuencia de la cantidad de estructuras reproductivas presentes en cada rama de *Heterotis*

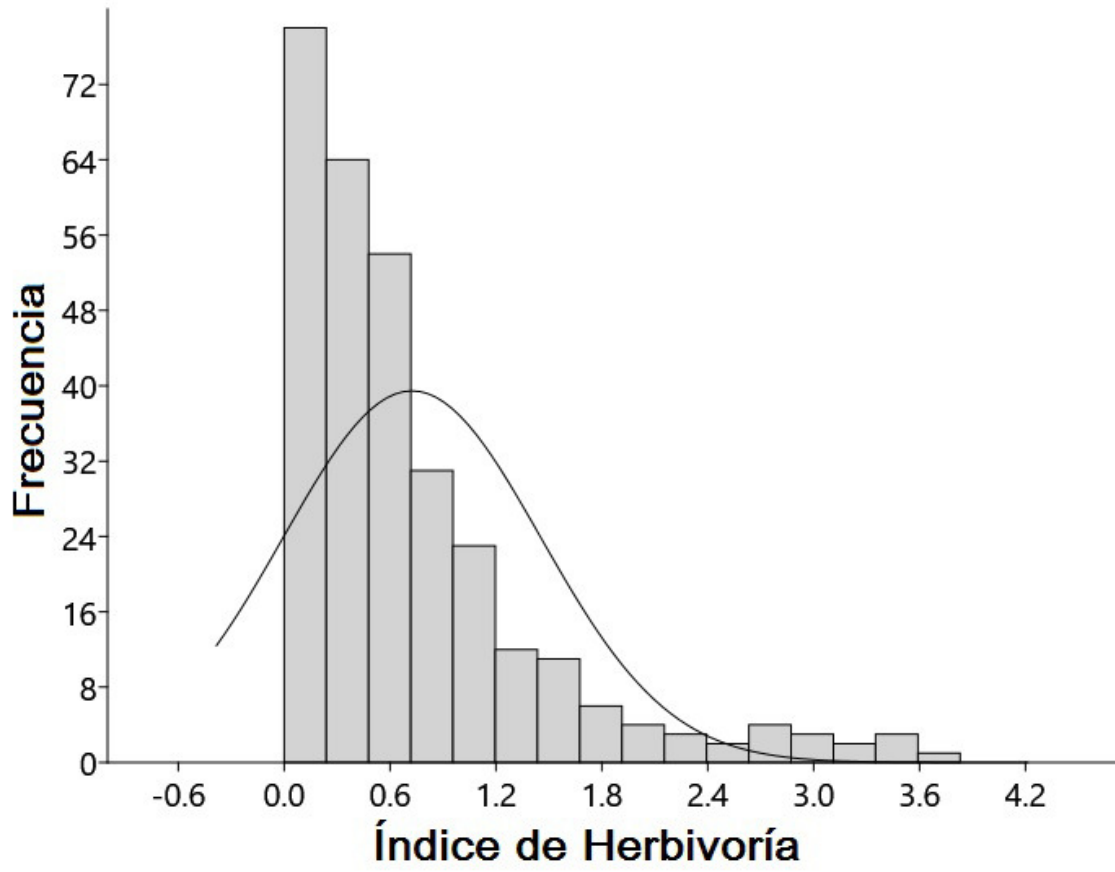


Figura 2. Frecuencia de individuos de *Heterotis rotundifolia* según el índice de herbivoría.

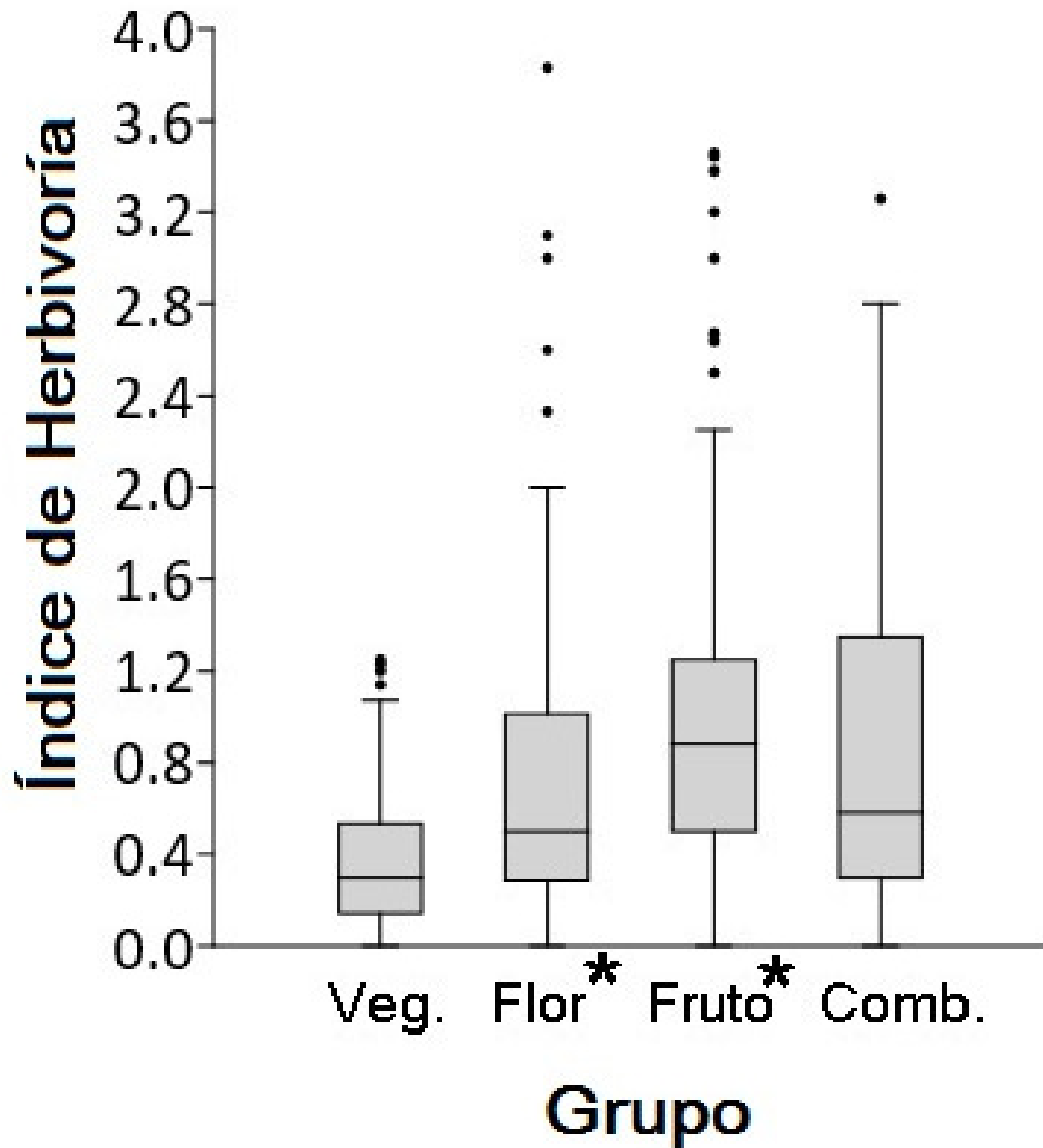


Figura 3. Índice de herbivoría (IH) en hojas de *Heterotis rotundifolia* de acuerdo al estado reproductivo de la planta. Veg.= vegetativo; Comb.= Combinación de estructuras. * Indica diferencias significativas de esos grupos respecto al grupo vegetativo.

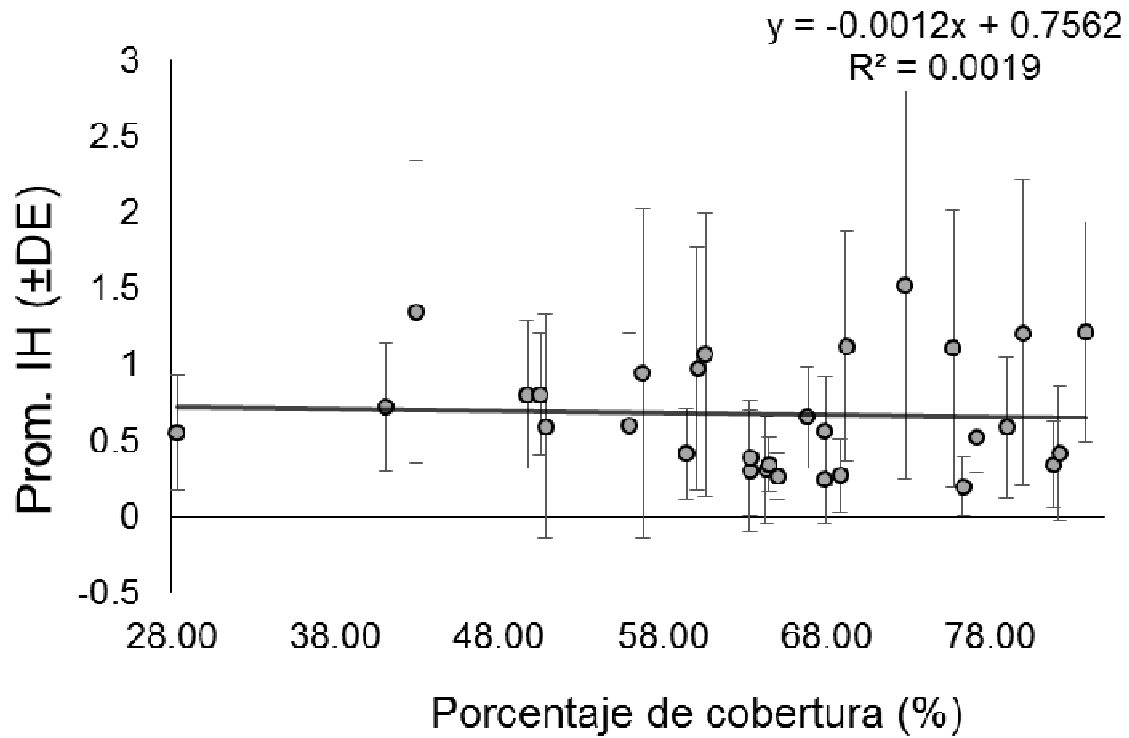


Figura 4. Promedio (± Desviación estándar) del índice de herbivoría (IH) en hojas de *Heterotis rotundifolia* de acuerdo a la cobertura de dosel (%) sobre la planta.

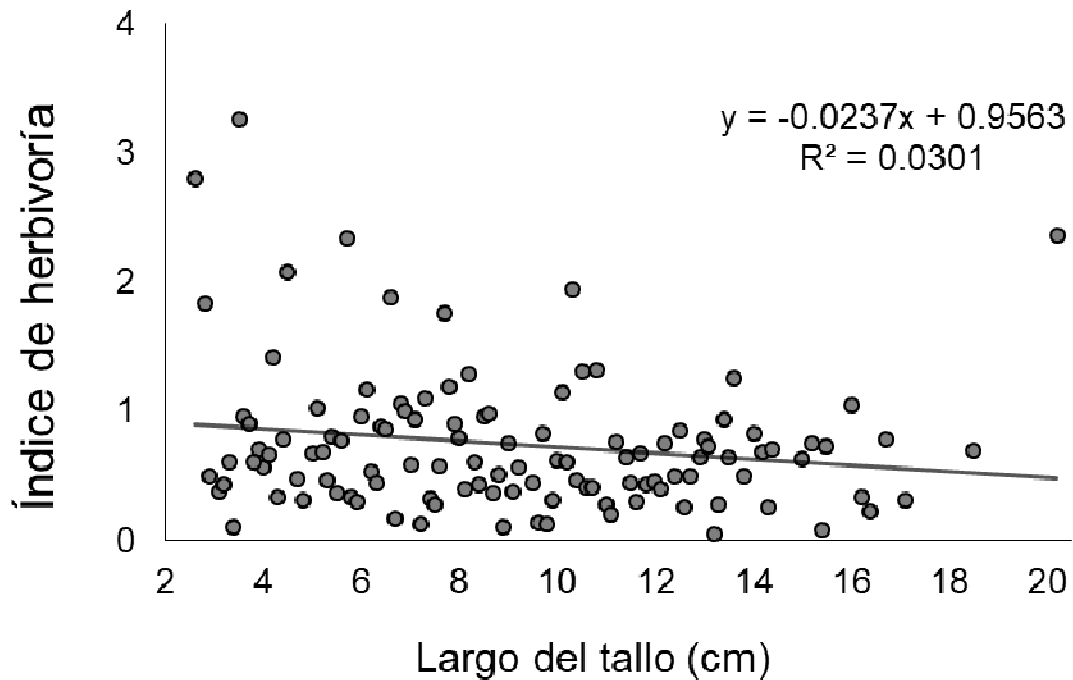


Figura 5. Índice de herbivoría en *Heterotis rotundifolia* de acuerdo al largo del tallo (cm) de la planta.

Producción de cuerpos alimenticios en hojas de diferentes especies de Piper L. (Piperaceae) y su relación con insectos asociados

José Miguel Valverde-Espinoza

Coordinador: Paul Hanson

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; js.mgl.v@gmail.com

Entre los mecanismos de defensa que presentan las plantas se encuentra la producción de recompensas a hormigas que las defienden. Plantas del género *Piper* producen cuerpos alimenticios que cumplen esta función y que además son aprovechados por otras especies que no las defienden. Varias de esas especies oportunistas son coccinélidos que construyen refugios en las hojas durante su etapa larval. Este trabajo tiene como objetivo identificar que especies de *Piper* producen estos cuerpos alimenticios así como las diferencias en la producción de estos y los factores que puedan determinar su abundancia. Además caracterizar los refugios y las larvas de coccinélidos presentes. Se trabajó en el cantón de Osa, en Puntarenas, donde se colectaron 7 diferentes especies de *Piper* en las que se cuantificaron los cuerpos alimenticios en estado natural, luego de excluir hormigas y al realizar daño mecánico a la hoja. Para la caracterización de las larvas y refugios del coccinélido se utilizaron plantas de *P. reticulatum*. En total se muestrearon siete especies diferentes de *Piper*. En una de las especies no se encontraron cuerpos alimenticios y en general se observaron diferencias en densidad según especie. El daño mecánico produjo una reducción significativa de la abundancia de los cuerpos para una especie (*P. auritum*), mientras que la exclusión de hormigas en general resultó en un aumento de los cuerpos alimenticios. En *P. reticulatum* se observaron 145 refugios y 87 larvas y no se observó relación entre el estado del refugio y la incidencia, o el color de la larva. Se puede concluir que las hojas de *Piper* no siempre cuentan con cuerpos alimenticios y que aparentemente las hormigas son responsables de la remoción de estos cuerpos, por lo que tienen un efecto sobre su abundancia. En relación a las larvas de Coccinellidae son necesarios más estudios para profundizar en el grupo.

Palabras clave: Coccinellidae, Formicidae, cuerpos perlados, Península de Osa, planta mirmecófita

Entre las plantas se presentan diferentes mecanismos de defensa contra herbívoros ya sean mecánicos, como espinas y tricomas, o químicos, como producción de compuestos tóxicos (Levin 1973, Feeny 1976, Coley 1983). Otra forma de defensa en plantas, es ofrecer recompensas como néctar o cuerpos alimenticios a hormigas, las cuales tienen el potencial de funcionar como depredadores de herbívoros que puede dañar la planta (Ozawa & Yano 2009, Paiva *et al.* 2009). Estas recompensas son ofrecidas a través de nectarios extraflorales, glándulas o secreciones a través de la epidermis (O'Dowd 1982).

Existen diferentes ejemplos de cuerpos alimenticios como los cuerpos beltianos en *Acacia* Mill. (Fabaceae) compuestos principalmente por proteínas (Rickson 1969, 1975), cuerpos müllerianos en *Cecropia* Loefl. (Urticaceae) en su mayoría glicógeno (Rickson 1971, 1976), y cuerpos perlados compuestos principalmente por lípidos (Rickson 1980, Paiva *et al.* 2009). Los cuerpos perlados, son estructuras esféricas que se producen en el envés de las hojas en al menos 20 familias de plantas dicotiledóneas tropicales y subtropicales, estos varían desde transparentes a opacos y oscilan entre los 0.3 hasta los 5 mm de diámetro (O'Dowd 1980, 1982).

Para el género *Piper* L. (Piperaceae) se menciona que probablemente la mayoría de especies presentan cuerpos perlados y que la función, como en los cuerpos alimenticios

de otras plantas, es atraer hormigas que las defiendan (Greig 2004), aunque no todas las especies de *Piper* parecen atraer hormigas. Otros animales también puede aprovechar cuerpos alimenticios y funcionar como defensa para la planta, como es el caso de los ácaros (Ozawa & Yano 2009), o utilizarlos de manera oportunista (Meehan et al. 2009). En el caso de *Piper*, Dyer y colaboradores (1999) observaron la presencia de larvas de Coccinellidae (Coleoptera) alimentándose de cuerpos alimenticios en los peciolos de *Piper marginatum* Jacq. en Panamá, mientras que Gastreich y Gentry (2004) reportaron coccinélidos que producen refugios, o tiendas, entre las venas en el envés de las hojas de *Piper urostachyum* Hemsl. Gastreich y Gentry (2004) mencionan que bajo los refugios de los coccinélidos hay una sobreproducción de cuerpos lo cual podría estimularse por un daño mecánico, por una señal química o por la remoción de estos. Las larvas de Coccinellidae se reportan como parásitas de *Piper* ya que consumen los cuerpos alimenticios y aparentemente no brindan defensa a la planta, sin embargo actualmente no se cuenta con información taxonómica o de historia natural sobre estos coccinélidos.

Este trabajo tiene tres objetivos. (1) Aportar pruebas a la hipótesis de que todas las especies del género *Piper* producen cuerpos perlados (2) Estimar el efecto que el daño mecánico en la hoja y la presencia de hormigas en la planta tienen sobre la abundancia de cuerpos perlados. (3) Describir características de las larvas de Coccinellidae que construyen refugios en el envés de las hojas de *Piper* y relacionarlo con la producción de cuerpos alimenticios.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio - El muestreo se realizó del 22 al 24 de enero del 2017 en la comunidad de El Campo de Aguabuena, Osa, provincia de Puntarenas, Costa Rica (8°42'1.60"N, 83°30'50.40"W; 70 msnm). La zona cuenta con una precipitación media anual que varía entre 3000 y 4000 mm y la temperatura promedio anual entre 24 y 27 °C (Vílchez & Rocha 2004); el sitio corresponde a un bosque muy húmedo tropical según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1987).

Grupo de estudio - El género *Piper* L. es el más diverso dentro de la familia Piperaceae, principalmente en el Neotrópico donde se encuentra su mayor diversidad (Greig 2004). El género está compuesto en su mayoría por arbustos, aunque también incluye lianas, hierbas y árboles pequeños. Son plantas aromáticas y morfológicamente uniformes, siempre presentando hojas simples alternas y nudos engrosados (Greig 2004). Se encuentran distribuidas principalmente en bosques húmedos y calientes de zonas bajas con precipitación alta, aunque hay especies que habitan ambientes extremos (Marquis 2004).

Toma de datos - Para probar si todas las especies producen cuerpos alimenticios se realizó una búsqueda sistemática de plantas del género *Piper* y se identificaron a especie, de ser posible, o a morfoespecie. Para cada especie se eligió el primer individuo encontrado y se seleccionaron dos ramas al azar, una de las ramas se colectó en el momento y fue llevada al laboratorio para cuantificar cuerpos alimenticios en todas las hojas.

Para estimar el efecto que tiene la presencia de hormigas y la herbivoría en la producción de cuerpos alimenticios a la segunda rama se le colocó un ungüento a base de alcanfor y mentol (Zepol®) en la base para que actuara como una barrera mecánica contra las hormigas. Para cada rama con el ungüento se seleccionaron 5 hojas al azar, una hoja se dejó como control mientras que a las otras cuatro se les hizo diferentes tipos de daño mecánico con el fin de emular distintos tipos de herbivoría: (1) corte total del

ápice de la hoja con una tijera, (2) corte, con tijeras, desde el margen hasta la vena central, aproximadamente en el centro de la lámina (3) raspado aleatorio con un alfiler, y (4) perforaciones aleatorias con una alfiler. Luego de 48 horas las ramas con el ungüento fueron colectadas y llevadas al laboratorio para contar cuerpos alimenticios en las cinco hojas seleccionadas.

Por otra parte se buscaron plantas de *P. reticulatum* y se seleccionaron únicamente hojas que presentaran refugios de coccinélidos (Fig. 1). Para cada hoja se observó la cantidad de refugios, el estado de los mismos (completo o incompleto) y su posición en la hoja (en la base de la lámina, o en cualquier otra posición); además se hicieron observaciones sobre la presencia de la larva en el refugio y su color (blanco o amarillo).

Análisis estadístico – Con las hojas de las ramas colectadas el primer día, se probó si hay una diferencia en la densidad de cuerpos alimenticios entre las especies de *Piper*, para eso se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis, utilizando como prueba para comparaciones múltiples la prueba de Nemenyi. Mediante una prueba T se estimaron las diferencias en la abundancia de los cuerpos alimenticios cuando se realiza daño mecánico a la hoja. Para este se utilizaron sólo ramas con ungüento donde se comparó el promedio de cuerpos alimenticios en las hojas dañadas contra un valor de referencia, el cual fue la cantidad de cuerpos en una hoja sin daños elegida al azar.

También se utilizó una prueba T para determinar si existen diferencias en la cantidad de cuerpos producidos cuando se excluyen hormigas. Para dicho análisis se comparó el promedio de cuerpos alimenticios en las hojas de las ramas colectadas el primer día, que se suponía estuvieron expuestas a la remoción de cuerpos por hormigas, contra un valor de referencia, el cual fue la cantidad de cuerpos alimenticios en una hoja sin daños seleccionada al azar, de las ramas con ungüento.

Para determinar si el color de la larva y la presencia de la misma dependen del estado del refugio se utilizaron dos pruebas de chi-cuadrado. Dichos análisis se realizaron utilizando los programas estadísticos R (R Core Team 2016) y PAST (Hammer et al. 2001).

Resultados

En total se encontraron siete especies de *Piper* de las cuales sólo se lograron identificar cuatro (Cuadro 1). En *P. peltatum* se encontró la mayor cantidad promedio de cuerpos alimenticios afuera de refugios, mientras que *P. reticulatum* presentó la mayor cantidad bajo refugios y en esta especie no se encontraron cuerpos fuera de los mismos; para *Piper* sp. 2 no se encontraron cuerpos alimenticios (Cuadro 1). Refugios de coccinélidos solo se encontraron en *P. papulatum* (3 refugios) y *P. reticulatum* (2 refugios). En general se encontraron diferencias en la densidad de cuerpos según especies (Fig. 2, $\chi^2= 49.925$, g.l.= 6 , $p<0.05$), *P. peltatum* fue la única especie que presentó mayor densidad con relación a las otras (Nemenyi $p < 0.05$), excepto con *P. auritum* y *Piper* sp. 1 ($p > 0.05$).

Para el daño mecánico se obtuvo un cambio significativo en la abundancia de cuerpos alimenticios en *P. auritum* donde se observó una disminución en la cantidad de los mismos luego de dañar la hoja (Cuadro 2). En el resto de las especies no se observaron cambios en abundancia de cuerpos alimenticios con la herbivoría y la especie *Piper* sp. 2 no se incluyó en el análisis por no presentar cuerpos alimenticios bajo ningún tratamiento (Cuadro 2).

La exclusión de hormigas provocó un aumento en la abundancia de cuerpos alimenticios para cinco de las seis especies de *Piper* estudiadas (Cuadro 3, Fig. 3). *P. reticulatum* fue la especie con una diferencia más pronunciada, mientras que *Piper* sp. 2 no presentó diferencias según el tratamiento. *Piper* sp. 3 no se incluyó en este análisis por la ausencia de cuerpos alimenticios en ambos tratamientos (Fig. 3, Cuadro 3).

En relación a los coccinélidos se cuantificaron 145 refugios y 87 larvas en hojas de *P. reticulatum*. Se observaron dos colores de larvas, blanco (33 individuos) y amarillo (54 individuos), y se determinó que no hay relación entre el color de la larva y el estado del refugio (Fig.4, $\chi^2=3.744$, g.l.=1, $p=0.06$). Entre las larvas blancas se observaron 4 que tenían manchas negras (Fig. 5). De los 145 refugios la mayoría se encontraron en la base (141), los otros cuatro en el borde medio de la lámina, y en la mayoría se encontraron larvas (87 refugios con larvas). Se determinó que no hay relación entre la presencia de la larva y el estado del refugio (Fig.6, $\chi^2=0.555$, g.l.=1, $p=0.456$). Se observaron ácaros en 11 de los refugios, de los cuales todos estaban completos y no tenían larvas de coccinélidos.

Discusión

Para una de las especies de *Piper* estudiada (*Piper* sp. 3) no se encontraron cuerpos alimenticios, sin embargo no se puede concluir que no los produce, ya que da Silva & Rodrigues-Machado (1999) mencionan que para *Piper regnellii* (Miq.) C. DC. los cuerpos alimenticios sólo se producen en hojas en desarrollo, por lo que inspeccionar hojas en diferentes edades sería necesario para comprobar si existe o no una producción de cuerpos. Las diferencias en la producción de cuerpos alimenticios entre especies podría explicarse por la presencia de hormigas, ya que es posible que ciertas especies de *Piper* presenten más forrajeo por parte de hormigas generalistas que estén removiendo cuerpos (Rickson & Risch 1984, Tepe *et al.* 2004). Es necesario estudiar si hay diferencias en la riqueza y densidad de hormigas entre especies de *Piper* para determinar si las mismas pueden explicar la diferencia de densidad en cuerpos alimenticios para las especies.

En relación al aumento de cuerpos alimenticios luego de excluir hormigas los datos concuerdan con Ozawa & Yano (2009) en *Cayratia japonica* (Thunb.) Gagnep. (Vitaceae) quienes encontraron una mayor abundancia de cuerpos alimenticios luego de la exclusión de hormigas, por lo que se puede inferir que los cuerpos alimenticios si están siendo utilizados por hormigas o por otro insecto que es excluido por el ungüento. Los datos obtenidos en este trabajo no apoyan la hipótesis de que un daño mecánico en la hoja aumente la abundancia de cuerpos alimenticios ya que el único cambio significativo que se dio fue una reducción de los mismos en *P. auritum*. Según lo expuesto por Agrawal (1998) y Dutra *et al.* (2006) si la sobreproducción de cuerpos fuera una respuesta a un daño sería un proceso acelerado y podría esperarse que los efectos de ese daño se reflejaran a corto plazo. Para confirmar los resultados se podría realizar un conteo de cuerpos alimenticios a corto plazo, unas dos o tres horas luego de producido el daño.

En relación a los coccinélidos sólo se cuenta con dos reportes en la literatura sobre la presencia de las larvas en hojas de *Piper* (Dyer *et al.* 1999, Gastreich & Gentry 2004). No se demostró relación entre la presencia de la larva y el estado del refugio, por lo que no se puede afirmar que la ocurrencia de la larva es mayor una vez completado el refugio. Se ha reportado que algunas larvas de escarabajos cambian de color, de claro a oscuro, durante su desarrollo (Little 1983), por lo que podría esperarse que larvas amarillas serían más maduras, sin embargo no se encontró una relación entre el color de larva y el estado del refugio por lo que no se puede afirmar que se da un cambio de coloración durante el

desarrollo (asumiendo que un refugio completo indica una larva más madura). Se sugiere la realización de estudios taxonómicos para determinar si estas larvas forman un complejo de especies o si son diferentes morfotipos.

Se encontraron ácaros en los refugios de coccinélidos, sin embargo estos ácaros también están presentes en hojas sin coccinélidos. Ozawa & Yano (2009) reportan ácaros que se alimentan de cuerpos alimenticios en *C. japonica*, mientras que en relación a los coccinélidos se ha reportado tanto parasitismo (Conway *et al.* 1987) como forosis (Houck 1999), por lo que es necesario estudiar estos ácaros para determinar la naturaleza de su relación con las plantas de *Piper* y los coccinélidos.

En conclusión se puede inferir que las hojas de *Piper* no siempre cuentan con cuerpos alimenticios y que si existen diferencias en abundancia entre las especies. La exclusión de hormigas afecta la producción de cuerpos alimenticios, con más cuerpos perlados cuando estas son excluidas. No hay efecto en la cantidad de cuerpos cuando la planta sufre algún tipo de daño mecánico. Con respecto a los coccinélidos se precisa conocer su identidad taxonómica, además se requieren más estudios sobre su historia natural y cómo interactúan con las plantas de *Piper* y otros artrópodos.

Agradecimientos

A Paul Hanson por el diseño del proyecto, su ayuda durante el desarrollo del mismo, facilitación de bibliografía y revisión del manuscrito. A Eduardo Chacón por su ayuda en el análisis estadístico de los datos y en la colecta e identificación de las plantas de *Piper*, y por la revisión y comentarios del manuscrito. A Luis Sandoval por la revisión y comentarios del manuscrito. A Alejandra Vargas por facilitar las fotos de las larvas y a los estudiantes del curso Biología de Campo 2017 por la colecta de datos y la ayuda en su análisis e interpretación.

Bibliografía

- Agrawal, A. A. 1998. Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a neotropical ant-plant. *Ecology* 79: 2100–2112.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233
- Conway, R., J. L. Hellman, G. Dively & R. F. W. Schroder. 1987. Effect of the ectoparasitic mite *Coccipolipus epilachnae* (Acari: Podapolipidae) on feeding, fecundity, and longevity of soybean-fed adult mexican vean beetles (Coleoptera: Coccinellidae) at different temperatures. *Journal of Economic Entomology* 80: 612-616.
- Da Silva, E. M. & S. Rodrigues-Machado. 1999. Ultrastructure and cytochemistry of the pearl gland in *Piper regnellii* (Piperaceae). *Nordic Journal of Botany* 19: 623–634.
- Dutra, H. P., A. V. L. Freitas & P. S. Oliveira. 2006. Dual ant attraction in the Neotropical shrub *Urera baccifera* (Urticaceae): the role of ant visitation to pearl. *Functional Ecology* 20: 252–260.
- Dyer, L. A., D. K. Letourneau, W. Williams & C. Dodson. 1999. A commensalism between *Piper marginatum* Jacq. (Piperaceae) and a Coccinellid beetle at Barro Colorado Island, Panamá. *Journal of Tropical Ecology* 15:41–846.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense, pp. 1-40 In Wallace, J. W. & R. L. Mansell, eds. *Biochemical interaction between plants and insects*. Springer US.

- Gastreich, K. R. & G. L. Gentry. 2004. Faunal studies in model Piper spp. systems with a focus on spider-induced indirect interactions and novel insect-Piper mutualism, pp. 97-104 In L. A. Dyer & A. D. N. Palmer, eds. Piper: a model genus for studies of phytochemistry, ecology, and evolution. Nueva York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Greig, N. 2004. Introduction, p. 1 In L. A. Dyer & A. D. N. Palmer, eds. Piper: a model genus for studies of phytochemistry, ecology, and evolution. Nueva York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper & P. D. Ryan. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education.
- Holdridge, L.R. 1987. Ecología basada en zonas de vida. San Jose, Costa Rica, IICA, 216 p.
- Houck, M. A. 1999. Phoresy by Hemisarcoptes (Acari: Hemisarcoptidae) on Chilocorus (Coleoptera: Coccinellidae): influence on subelytral ultrastructure, pp. 303-321 In Bruin, J., L. P. S. van der Geest, M. W. Sabelis, eds. Ecology and Evolution of the Acari. Springer Netherlands.
- Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. The Quarterly Review of Biology 48: 3-15.
- Little, D. W. 1983. Life-cycle and aspects of the biology of tasmanian Eucalyptus leaf beetle, Chrysophtharte bimaculata (Olivier) (Coleoptera: Chrysomelidae). Journal of the Australian Entomological Society 22: 15-18.
- Marquis, R. J. 2004. Biogeography of neotropical Piper, p. 78 In L. A. Dyer & A. D. N. Palmer, eds. Piper: a model genus for studies of phytochemistry, ecology, and evolution. Nueva York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Meehan, C. J., E. J. Olson, M. W. Reudink, T. K. Kyser & R. L. Curry (2009). Herbivory in a spider through exploitation of an ant-plant mutualism. Current Biology 19: R892-R893.
- O'Dowd, D. J. 1980. Pearl bodies of a neotropical tree, Ochroma pyramidale: ecological implications. American Journal of Botany 67: 543-549.
- O'Dowd, D. J. 1982. Pearl bodies as ant food: an ecological role for some leaf emergences of tropical plants. Biotropica 14: 40-49.
- Ozawa, M. & S. Yano. 2009. Pearl bodies of Cayratia japonica (Thumb.) Gagnep. (Vitaceae) as alternative food for a predatory mite Euseius sojaensis (Ehara) (Acari: Phytoseiidae). Ecological Research 24: 257-262.
- Paiva, S., R. A. Buono & J. A. Lombardi. 2009. Food bodies in Cissus verticillata (Vitaceae): ontogenesis, structure and functional aspects. Annals of Botany 2: 517-524.
- R Core Team. 2016. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing
- Rickson, F. R. 1969. Developmental aspects of the shoot apex, leaf, and beltian bodies of Acacia cornigera. American Journal of Botany 56: 195-200.
- Rickson, F. R. 1971. Glycogen plastids in müllerian body cells of Cecropia peltata - a higher green plant. Science 173: 1-4.

- Rickson, F. R. 1975. The ultrastructure of *Acacia cornigera* L. beltian body tissue. *American Journal of Botany* 62: 913–922.
- Rickson, F. R. 1976. Anatomical development of the leaf trichilium and mullerian bodies of *Cecropia peltata* L. *American Journal of Botany* 63: 1266–1271.
- Rickson, F. R. 1980. Developmental anatomy and ultrastructure of the ant-food bodies (beccarian bodies) of *Macaranga triloba* and *M. hypoleuca* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 67: 285–292.
- Rickson, F. R. & S. J. Risch. 1984. Anatomical and ultrastructural aspects of the ant-food cell of *Piper cenocladum* C.DC. (Piperaceae). *American Journal of Botany* 71: 1268–1274.
- Tepe, E. J., M. A. Vincent & L. E. Watson. 2004. Phylogenetic patterns, evolutionary trends, and the origin of ant-plant associations in *Piper* section *Macrostachys*: Burger's hypotheses revisited, pp. 156-174 In L. A. Dyer & A. D. N. Palmer (Eds.), *Piper: a model genus for studies of phytochemistry, ecology, and evolution*. Nueva York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Vílchez, B. & O. Rocha. 2004. Fenología y biología reproductivo del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido en la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Kurú* 1: 1-14

Cuadros y Figuras

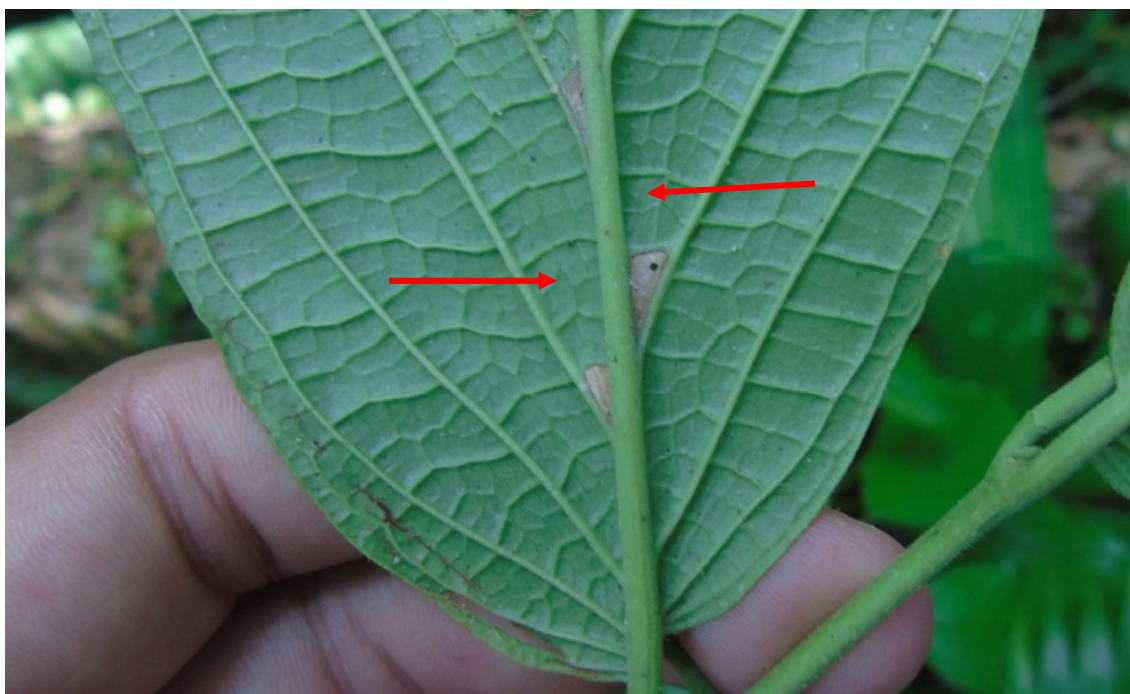


Figura 1. Refugios de larvas de Coccinellidae en el envés de una hoja de *Piper* sp.

Cuadro 1. Área foliar promedio (\pm desviación estándar) y cantidad de cuerpos alimenticios promedio por hojas (\pm desviación estándar), en el envés de las hojas y bajo los refugios de Coccinellidae, en las diferentes especies de *Piper* estudiadas

| Especie | Número de hojas | Área de la hoja (cm ²) | Cantidad promedio de cuerpos alimenticios | |
|-----------------------------------|-----------------|------------------------------------|---|-------------------|
| | | | Envés | Bajo refugio |
| <i>P. auritum</i> (Kunth., 1815) | 8 | 386.12 \pm 137.19 | 5 \pm 5.85 | NA |
| <i>P. papulatum</i> (Trel., 1929) | 61 | 72.88 \pm 30.41 | 0.06 \pm 0.25 | 28.67 \pm 10.21 |
| <i>P. peltatum</i> (L., 1753) | 7 | 307.13 \pm 170.29 | 4.71 \pm 3.53 | NA |
| <i>P. reticulatum</i> (L., 1753) | 9 | 95.32 \pm 38.49 | 0 | 92.15 \pm 62.5 |
| <i>Piper</i> sp. 1 | 20 | 83.08 \pm 29.34 | 0.45 \pm 0.74 | NA |
| <i>Piper</i> sp. 2 | 16 | 56.51 \pm 26.43 | 0.06 \pm 0.24 | NA |
| <i>Piper</i> sp. 3 | 13 | 66.79 \pm 23.39 | 0 | NA |

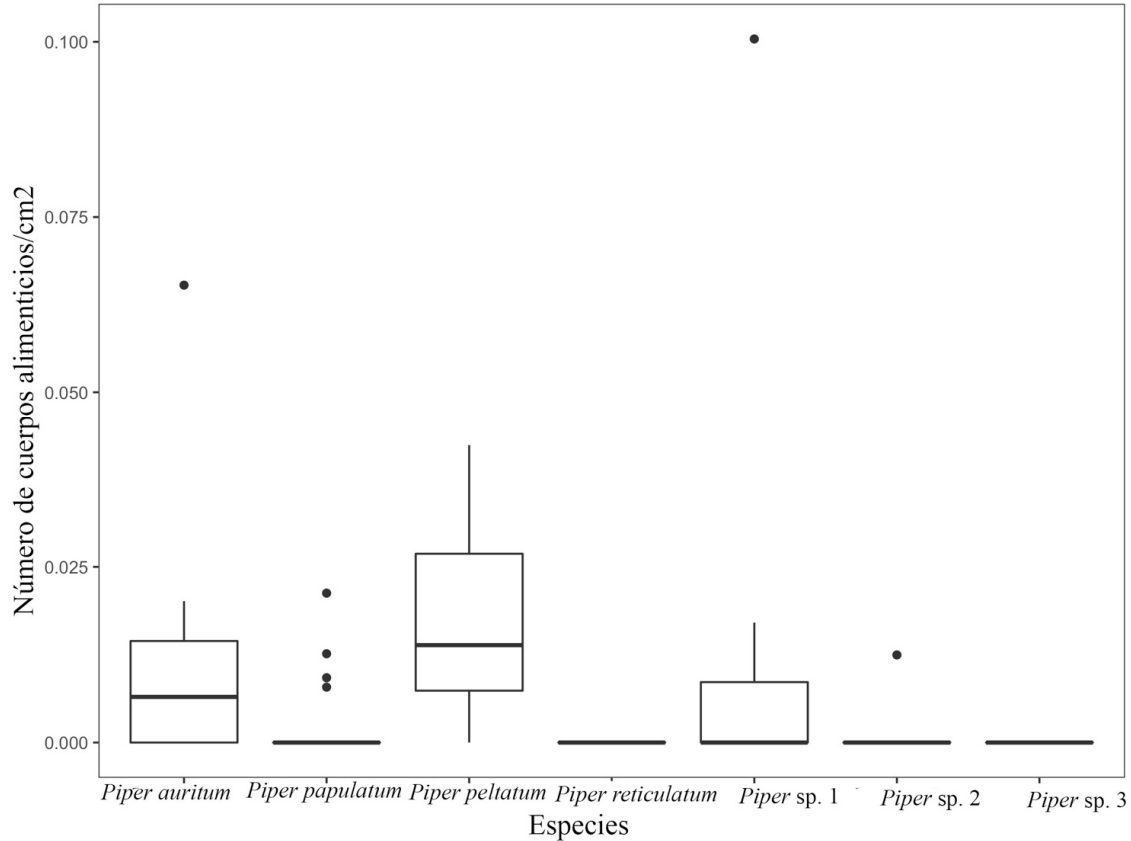


Figura 2. Distribución de la densidad de cuerpos alimenticios en las hojas de siete especies de Piper.

Cuadro 2. Promedios (\pm desviación estándar) del número de cuerpos alimenticios, cantidad de cuerpos alimenticios en hojas sin daño (hojas control) y comparaciones con pruebas de t-student de la abundancia de cuerpos alimenticios en hojas con y sin daño mecánico en las diferentes especies de Piper.

| Especie | Cuerpos alimenticios en hojas con daño | Cantidad de cuerpos alimenticios en hojas sin daño | Valor de T | Grados de libertad | Valor de p |
|-----------------------|--|--|------------|--------------------|------------|
| <i>P. auritum</i> | 7.25 \pm 4.49 | 16 | -3.37 | 3 | 0.043 |
| <i>P. papulatum</i> | 0.25 \pm 0.43 | 0 | 1 | 3 | 0.391 |
| <i>P. peltatum</i> | 17.5 \pm 6.02 | 14 | 1 | 3 | 0.388 |
| <i>P. reticulatum</i> | 2.75 \pm 2.28 | 4 | -0.95 | 3 | 0.412 |
| <i>Piper sp. 1</i> | 0.5 \pm 0.87 | 0 | 1 | 3 | 0.391 |
| <i>Piper sp. 3</i> | 0.25 \pm 0.43 | 0 | 1 | 3 | 0.391 |

Cuadro 3. Valores de t-student, grados de libertad y probabilidades de las pruebas de la abundancia de cuerpos alimenticios entre hojas con y sin presencia de hormigas en las diferentes especies de *Piper*.

| Especie | Valor de T | Grados de libertad | Valor de p |
|-----------------------|------------|--------------------|------------|
| <i>P. auritum</i> | -4.973 | 7 | 0.002 |
| <i>P. papulatum</i> | 2.052 | 60 | 0.044 |
| <i>P. peltatum</i> | -6.436 | 6 | 0.002 |
| <i>P. reticulatum</i> | -Infinito | 8 | <0.001 |
| <i>Piper</i> sp. 1 | 2.650 | 19 | 0.016 |
| <i>Piper</i> sp. 2 | 1 | 15 | 0.333 |

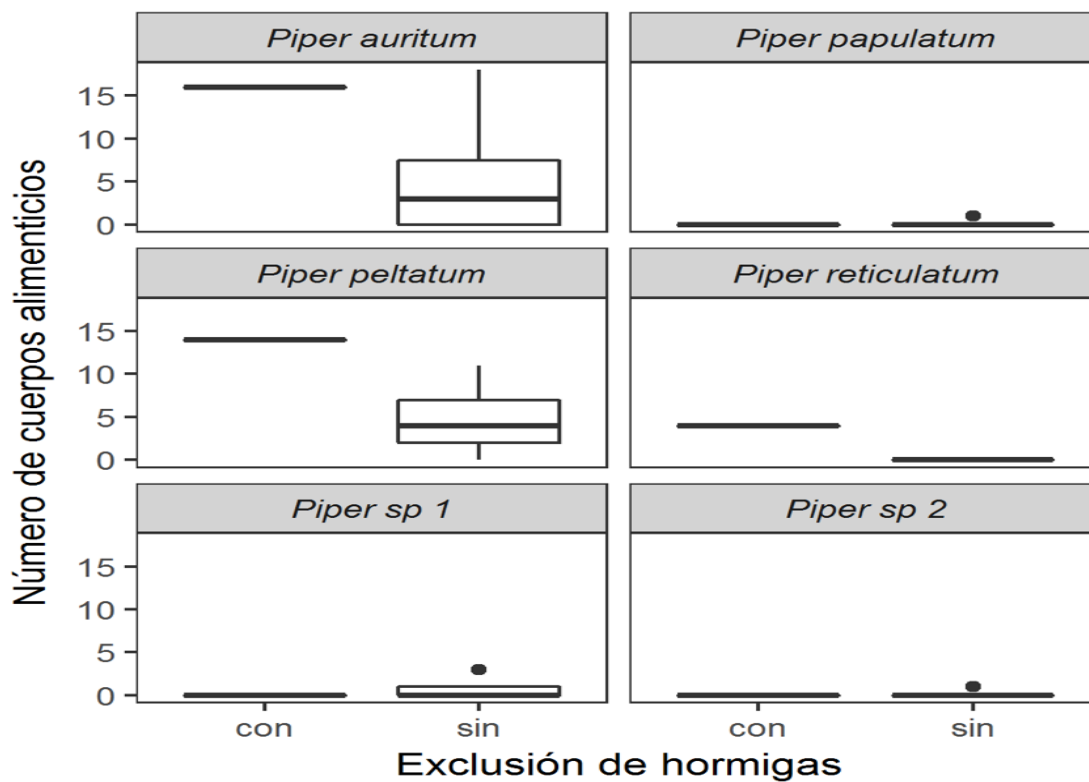


Figura 3. Distribución de cuerpos alimenticios para cada especie de *Piper* con y sin exclusión de hormigas.

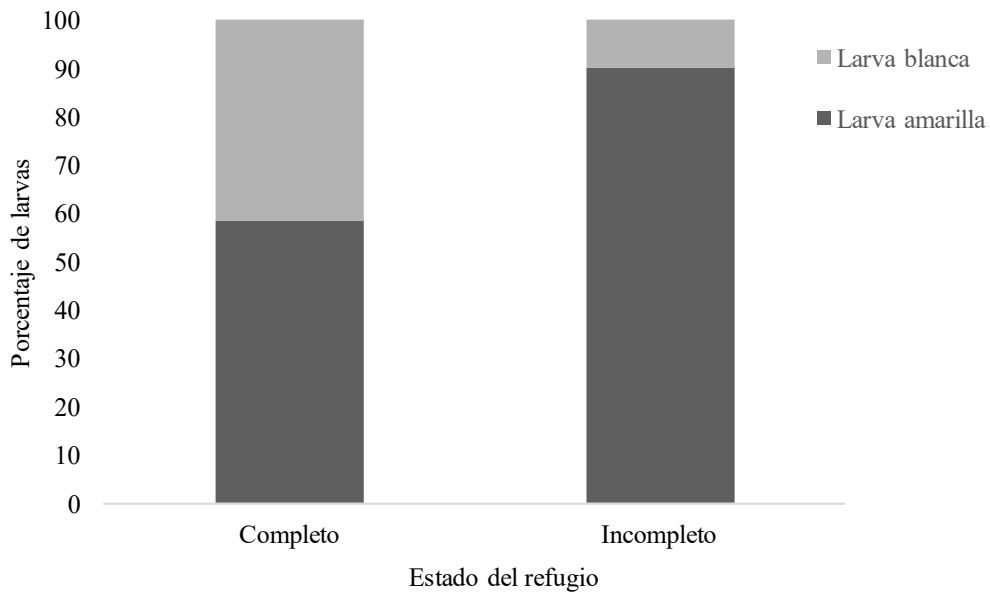


Figura 4. Porcentaje de larvas de Coccinellidae, según color de la larva, presentes en refugios en el envés de hojas de *P. reticulatum*



Figura 5. Izquierda: una larva de Coccinellida amarilla y dos blancas en los refugios hechos en el envés de una hoja de *P. reticulatum*. Derecha: larva blanca con manchas negras.

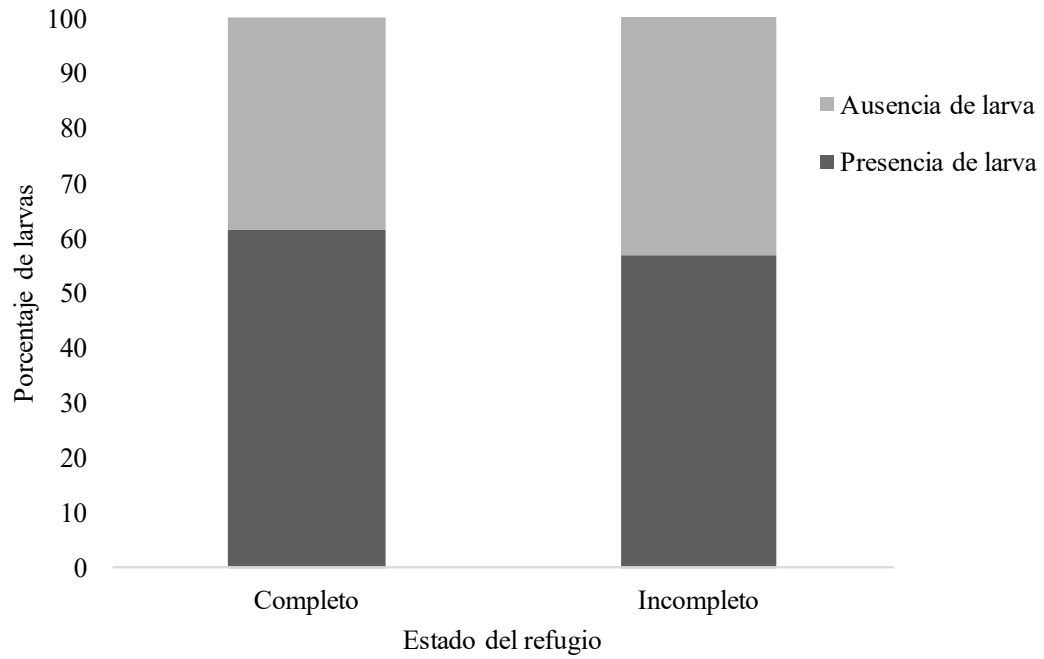


Figura 6. Porcentaje de larvas de Coccinellidae presentes y ausentes en refugios, según el estado de los mismos, en el evés de hojas de *P. reticulatum*.



Trabajos Individuales

Comportamiento de cuidado parental de *Amatitlania sajica* (Pisces: Cichlidae) en el Pacífico sur de Costa Rica

Adriana Arce-Montero

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; adriarce13@gmail.com

Los cíclidos son una familia de peces de agua dulce que se caracterizan por tener una variedad de comportamientos reproductivos, entre ellos el cuidado biparental, que se da cuando ambos padres cuidan de sus crías desde su etapa de huevos. El objetivo de este estudio fue describir el comportamiento de *Amatitlania sajica*, un cíclido endémico del Pacífico Sur de Costa Rica, y diferenciar al rol que cumple cada sexo durante el cuidado de sus crías en distintas etapas de desarrollo. Aunado a esto, pretendo determinar si cada sexo tiene preferencia por realizar algún tipo de comportamiento territorial contra algún intruso. Estudié 22 parejas con crías en distintas etapas de desarrollo, en cada una contabilicé las actividades relacionadas al cuidado de sus crías que realizaron, durante 25 min. Encontré que las hembras realizan más comportamientos de cuidado que los machos y que la etapa de huevos fue la que presentó menos cuidado por parte de ambos padres. Además, las hembras en presencia de macho presentaron comportamientos más agresivos que los machos o las hembras en ausencia de macho. Los machos realizaron más despliegues de amenaza. Se demostró que los intrusos conespecíficos son los que suelen recibir más ataques directos, sobre todo en su etapa juvenil posiblemente porque suponen un mayor riesgo para la supervivencia de las crías.

Palabras clave: cíclidos, cuidado biparental, rol de cuidado, amenaza, agresividad.

Los cíclidos (Cichlidae) son una familia de peces de agua dulce y son la tercera familia más diversa de peces del mundo (Keenleyside 1991). Estos peces se caracterizan por tener una variedad de comportamientos reproductivos complejos que han sido bien estudiados (Carlisle 1985, Budaev *et al.* 1999, Fiszbein *et al.* 2010, Rodrigues *et al.* 2012), entre ellos, el cuidado parental prolongado. El cuidado parental se da cuando uno o ambos padres cuidan los huevos fertilizados y las crías posterior a la fertilización (Gonzalez-Voyer *et al.* 2008). La cooperación de ambos padres en el cuidado de las crías a lo largo del ciclo reproductivo se conoce como cuidado biparental (Itzkowitz *et al.* 2001, Harrison *et al.* 2009). Esta forma de cuidado parental es la menos común en peces, sin embargo, es frecuentemente observada en diferentes especies de cíclidos (Gross & Sargen 1985, Awata & Kohda 2004).

El comportamiento de cuidado parental en cíclidos involucra mantenimiento de la salud de los huevos por medio de oxigenación constante y remoción de huevos enfermos, protección de las crías contra posibles amenazas (mayoría de cíclidos en Centro y Suramérica), y alimentación de las crías a partir de la agitación del sustrato o incluso la secreción de un moco comestible (Dupuis & Keenleyside 1981, Coleman & Fischer 1991, Keenleyside 1991). En las especies con cuidado biparental se ha observado una diferenciación en el papel que cumple cada sexo en el cuidado de las crías; y se cree que estas diferencias se deben al costo energético que implica el cuidado para cada padre (Gross & Sargen 1985, Itzkowitz *et al.* 2001, Harrison *et al.* 2009). Usualmente las hembras se mantienen cercanas a la prole, mientras que los machos se encargan de la defensa del territorio (Itzkowitz *et al.* 2001). Esta variación en el rol de cada sexo durante el cuidado depende del comportamiento de la especie y de cada pareja, así como de la variación en los factores ambientales como la presencia de depredadores y la

concentración de oxígeno disuelto (Coleman & Fischer 1991, Itzkowitz *et al.* 2005, Gonzalez-Voyer *et al.* 2008).

El presente trabajo tiene como objetivo describir el comportamiento *in situ* de cuidado biparental de *Amatitlania sajica* (Bussing 1974), diferenciando el rol que cumple cada sexo según las fases de desarrollo de las crías. Tal y como han demostrado otros autores (Itzkowitz *et al.* 2001, Barreto & Gonçalves-de-Freitas 2011), se predice que el comportamiento va a diferir entre machos y hembras; donde la hembra estará más asociada a comportamientos de alimentación de las crías, mientras que el macho estará asociado a comportamientos de defensa territorial. Además, se pretende determinar si existe alguna preferencia de cada sexo en realizar cada tipo de comportamiento agresivo contra algún taxón específico.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio.– Las observaciones del comportamiento de *A. sajica* se realizaron entre el 30 de enero y 5 de febrero del 2017 en una poza sobre la quebrada Aguabuena (8°41'30.9"N, 83°30'15.8"O) en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica. La temperatura promedio anual de la zona oscila entre los 24°C y 27°C, con una precipitación media de anual que varía entre los 3000 y 4000 mm (Vilchez & Rocha 2004).

Especie de estudio.– *Amatitlania sajica* es un cíclido endémico del Pacífico Sur de Costa Rica. Generalmente prefiere fondos de piedras, arena y grava y, se distribuye entre los 10 y 680 m, y en aguas con temperaturas de entre 25 y 30° C. Los machos alcanzan tallas de 90 mm, mientras que las hembras llegan hasta los 70 mm. La alimentación de la especie se basa en algas filamentosas, semillas y, en ocasiones, insectos acuáticos (Bussing 1974, 1998). En el campo los sexos en cada pareja se diferenciaron según el tamaño (hembras más pequeñas que machos) y la coloración (hembras usualmente oscuras y machos de poco a muy oscuros con aletas ligeramente rosadas).

Comportamiento de cuidado parental.– Se observaron 22 parejas de *A. sajica* de las cuales 6 tenían nido con huevos, 11 cuidaban juveniles entre 0.5 - 1 cm y 5 cuidaban juveniles entre 1.1 - 1.5 cm, los últimos dos casos se categorizaron como tallas pequeñas y medianas respectivamente. Para determinar qué tan móviles eran las parejas se realizaron observaciones de cinco parejas al azar con crías durante 5 min cada 10 min por un total de 50 min. Una vez se aseguró que las parejas se mantenían en una misma zona (territorio), se procedió a marcar cada territorio con cinta de color para identificar a las parejas posteriormente.

Se observó el comportamiento de cada pareja dos veces durante 25 min. Cada lapso de observaciones se realizó en dos días diferentes y consecutivos a distinta hora del día. Sin embargo, en algunos casos no se logró observar el comportamiento dos veces debido a que las parejas se desplazaron de la zona y no se lograron reubicar (n = 6). Durante las observaciones se anotó los comportamientos de machos y hembras por separado. En cuanto a las hembras se diferenció el comportamiento en presencia y ausencia del macho. Durante el tiempo de observación se contabilizó el número de veces que cada individuo realizó cada comportamiento. Los tipos de comportamientos registrados para las parejas con huevos fueron: 1) distancia máxima que se alejó cada padre de los huevos (cm); 2) número de inspecciones, cantidad de veces que cada padre se alejó (más de 40 cm) de los huevos sin indicios de amenazas o ataques de otros peces; 3) tiempo máximo que duró cada padre lejos de los huevos (s); 4) número de veces que cada padre se alimentó cerca (20 cm o menos) de los huevos; 5) número de veces en que cada padre se mostró agresivo con otros organismos; y 6) número de veces

que cada padre interactuó con los huevos. En el caso de las parejas cuyo nido estaba expuesto se contabilizó la interacción si los padres agitaron la masa de huevos con las aletas pectorales o si su boca hizo contacto con los huevos; en el caso de las parejas cuyo nido se encontraba dentro de un hueco, se contó el número de veces que alguno de los padres ingresó al mismo. Además, se registró el tipo de sustrato sobre el que estaba la puesta de huevos.

En el caso de parejas con crías, los comportamientos registrados fueron: 1) distancia máxima que se alejó cada padre de las crías (cm); 2) número de inspecciones, cantidad de veces que cada padre se alejó de las crías sin indicios de amenazas o ataques de otros peces; 3) tiempo máximo que duró cada padre lejos de las crías (s); 4) número de veces que padres se alimentaron cerca de las crías; 5) número de veces que cada padre movió las hojas con la boca; 6) número de veces que cada padre agitó el sustrato con las aletas y el cuerpo; y 7) número de veces en que cada padre se mostró agresivos con otros organismos. Para estas parejas se anotó también el sustrato donde se encontró el grupo (padres y crías), la profundidad a la que se encontraba, el desplazamiento total durante los 25min y un estimado del número de crías en el grupo. Así mismo, se calculó en ambos casos la talla aproximada de los padres, los cuales fueron medidos con una regla bajo el agua, al igual que la talla de las crías.

Comportamiento de amenaza hacia otros organismos.– En cuanto a los datos de agresividad contra otros organismos, este comportamiento se clasificó en cuatro acciones: 1) persecución, en donde alguno de los padres se desplazó para perseguir a otro organismo; 2) comportamiento ritualizado de amenaza, en donde uno de los padres ahuyenta a la amenaza, pero no la persigue; 3) extensión de la aleta dorsal como advertencia, en donde uno de los padres despliega completamente la aleta dorsal y posiciona su cuerpo hacia la amenaza; y 4) omisión, en donde uno de los padres ignora a organismos que se acercan a menos de 20cm y podrían representar peligro. En este último caso la distancia aproximada se estimó según observaciones de la distancia mínima a la que los padres de otras parejas reaccionaban con comportamiento territorial frente a posibles amenazas. Para cada caso se contó el número de veces que cada padre realizó este comportamiento y la familia del individuo al que se dirigió la amenaza; salvo el caso de otros *A. sajica*, que a su vez se diferenciaron en fase adulta o juvenil.

Análisis estadístico.– Se construyó una matriz de distancias empleando el índice de disimilitud de Bray-Curtis para cinco comportamientos (número de hojas que mueven, número de veces que agitan sustrato, número de veces que se alimentan cerca de las crías, número de inspecciones, tiempo máximo lejos de crías). A dicha matriz se le aplicó un NMDS para extraer dos componentes que resumen la variación del comportamiento de cuidado. Posteriormente se analizó la correlación de dichos componentes contra las variables de comportamiento para determinar el peso de cada variable sobre ambos componentes. Se obtuvo que la variable de más peso sobre el componente uno (C1) fue el número de inspecciones ($r = -0.81$), mientras que en el componente dos (C2), la variable de más peso fue tiempo máximo lejos de las crías ($r = -0.58$), seguido de la agitación del sustrato ($r = 0.31$) y el forrajeo cerca de las crías ($r = 0.27$) (Fig. 1). Ambos componentes denotan un comportamiento de cuidado parental más intenso; en el caso del componente uno, la correlación negativa con el número de inspecciones implica un menor número de ausencias del padre entre el grupo de crías, mientras que para el componente dos, la correlación negativa con la variable de tiempo y positiva con las otras dos se refleja como la disminución en el tiempo apartado de las crías y el aumento en las actividades de cuidado. La variación de ambos componentes se analizó mediante un modelo lineal de efectos mixtos en donde se incluyeron los factores sexo (hembra, hembra sola y

macho), estadio de las crías (huevos, pequeñas, medianas) como variables independientes y cada componente como variable dependiente. Debido a que se realizó más de una observación para cada pareja, este fue considerado como un factor aleatorio dentro del modelo. Este modelo se realizó para determinar si los comportamientos exhibidos durante el cuidado parental varían de acuerdo al sexo de cada padre, a la presencia o ausencia de macho con la hembra y a la talla de las crías.

Se utilizó una prueba de chi cuadrado de tres vías (CMH) para determinar si entre los sexos, los comportamientos hacia los grupos amenaza son diferentes. Seguidamente, se realizaron pruebas de chi cuadrado en donde se compara si existe alguna preferencia por parte de cada sexo en realizar comportamientos de amenaza hacia algún grupo de peces en específico.

Resultados

La mayoría de los territorios fueron observados en sustratos compuestos principalmente de arena, aunque también se utilizaron sustratos con rocas pequeñas, hojarasca y raíces. En el caso de los nidos ($n = 6$), se observaron puestas de huevos tanto expuestas ($n = 2$) como escondidas en sustratos como rocas, hojas y huecos en la arena ($n = 4$). Los territorios y nidos se encontraron tanto a las orillas de la poza como en el fondo en un rango de entre 18 y 145 cm de profundidad. Todas las parejas cuidando juveniles se desplazaron alrededor de la poza activamente: las parejas con crías pequeñas se desplazaron 376.6 ± 201.7 cm (promedio \pm DE), mientras que las parejas con crías medianas se desplazaron 510.2 ± 259.2 cm. Además, se determinó que en promedio la distancia máxima que la hembra se alejó del grupo de crías fue de 49.5 ± 57.7 cm mientras que para los machos fue de 237 ± 158.1 cm.

Las variables dentro de cada modelo explican significativamente la variación de los datos de comportamientos de cuidado, tanto para el C1 ($X^2 = 82.77$, g.l. = 4, $p < 0.001$) como para el C2 ($X^2 = 41.80$, g.l. = 4, $p < 0.001$). En el caso del C1 ambas variables representan un efecto importante dentro del modelo: sexo ($F_{2,71} = 56.79$, $p < 0.001$), y el estadio de las crías ($F_{2,18} = 6.04$, $p = 0.010$). El análisis post hoc para los sexos muestra que la hembra en ausencia del macho tiende a un mejor cuidado que la hembra en presencia de macho ($p < 0.001$) y que el macho ($p < 0.001$) (Fig. 2a). Contrariamente, el estadio de huevos resultó ser la etapa con menor cuidado en comparación a los estadios medianos ($p = 0.002$) y pequeños ($p = 0.018$) (Fig. 2b). Para el C2 sólo la variable sexo tuvo un efecto significativo sobre el modelo ($F_{2,71} = 25.23$, $p < 0.001$). En este caso, el análisis post hoc revela que en general las hembras (sola: $p < 0.001$, con macho: $p < 0.001$) tienen un mejor comportamiento de cuidado que los machos (Fig. 3).

Se observó un total de 1261 comportamientos de amenaza hacia otros organismos, donde figuran familias de peces como Poeciliidae, Characidae, Gobiidae, Eleotridae y Cichlidae, y camarones. Se comprobó que existe un efecto del sexo sobre los comportamientos territoriales que se utilizan para los distintos grupos ($M^2 = 52.3$, g.l. = 14, $p < 0.001$). En el cuadro 1 se resumen los resultados obtenidos para el chi cuadrado, en cada uno de los comportamientos de amenaza, tanto para hembras (en presencia y ausencia del macho) como para machos, se obtuvo que hay una amenaza diferenciada hacia los grupos de peces. En la Fig. 4 se observa que la mayoría de los comportamientos más agresivos como la amenaza y la persecución para ambos sexos está dirigida a conoespecíficos en fase adulta y juvenil. Además, se observa que cuando la hembra está sola tiende a utilizar más el comportamiento de extensión de la aleta dorsal, y que es común que los machos no reaccionen agresivamente en presencia de otros grupos (Figs. 4 y 5).

Discusión

Este estudio revela diferencias en las labores que cumple cada sexo de *A. sajica* durante el cuidado de las crías. Se encontró que las hembras tienden a permanecer cerca de las crías, lo cual se ve reflejado en un menor número de inspecciones, menor tiempo lejos del grupo y alimentarse más frecuentemente cerca de las crías, lo cual concuerda con otros estudios sobre diferenciación de roles durante el cuidado biparental en cíclidos (Itzkowitz & Nyby 1982, Itzkowitz *et al.* 2001). Sin embargo, las hembras en ausencia de macho realizaron más comportamientos asociados al cuidado de sus crías como la agitación del sustrato y hojas que las hembras en presencia de macho y a los machos. Esto se puede deber a que como se encontró en experimentos conducidos en laboratorio con otros cíclidos con cuidado biparental a los que se les removió la pareja (ya fueran machos o hembras), cumplen toda la labor de cuidado que normalmente es repartida entre ambos padres (Lavery & Reebbs 1994, Itzkowitz *et al.* 2001). Es probable que por esta razón las hembras en ausencia de macho permanecieran cerca de sus crías más constantemente para cumplir las funciones de cuidado y de protección, mientras que las hembras en presencia del macho realizan más inspecciones, similar a las que realizan los machos.

No obstante, tanto las hembras en presencia como en ausencia del macho realizan inspecciones más cortas que los machos y realizan más labores de cuidado que los machos. En el campo fue posible observar que, en repetidas ocasiones, mientras la hembra realizaba inspecciones el macho abandonaba el grupo por unos instantes en busca de la hembra y ambos padres volvían a reunirse con el grupo; al poco tiempo el macho abandonaba el grupo para realizar inspecciones. Sumado a esto, en general los machos se alejaron más de las crías que las hembras. Es posible que los machos al tener comportamientos más agresivos sean dominantes con las hembras para que cumplan su rol de cuidado de las crías. Awata & Kohda (2004) mencionan que existe un efecto de la talla de cada individuo que determina la división de labores de los padres. Por ejemplo, en el cíclido *Julidochromis ornatus* (Boulenger 1989) hay más diferencia en el cuidado entre ambos sexos a mayor diferencia de tamaño entre padres. En este caso se da una agresión por parte del individuo más grande para obligar a su pareja a cumplir sus labores de cuidado, igual a lo observado en el presente trabajo con inspecciones menos duraderas y a menores distancias que los machos, que en *A. sajica* alcanzan tallas más grandes.

Usualmente, los individuos más grandes suelen ser los que cumplen mayormente la función de protección a las crías. Esto podría deberse a que por su tamaño y mejor condición los individuos más grandes son más efectivos en la defensa del territorio (Awata & Kohda 2004, Itzkowitz *et al.* 2005). En este caso contrario a lo mencionado, son las hembras (de menor tamaño que el macho) las que tienden a ser más agresivas y territoriales, pero este comportamiento puede variar si están solas o con su pareja. Para las hembras, el cuidado parental representa un mayor costo en la fecundidad y la reproducción que para machos (Baylis 1981, Smith & Wootton 1995). Por ejemplo, en otras especies se ha observado que, durante un mismo período reproductivo, el macho puede reproducirse justo después de que termine el ciclo de una camada con una nueva hembra lista para la reproducción, en lugar de esperar a su actual pareja a la que le lleva más tiempo madurar nuevamente sus gametos debido al alto costo energético que ello implica (Wiseden 1995). Por otro lado, Itzkowitz *et al.* (2005) señalan que las hembras presentan alta flexibilidad en su rol de cuidado, ya que es común que asistan a su pareja en la defensa del territorio. Por tanto, el bajo potencial reproductivo que presenta la hembra respecto al macho sumado a la flexibilidad en su tarea de cuidado, podrían influir en el aumento del comportamiento de territorialidad por parte de las hembras en *A. sajica*.

Por otro lado, teniendo en cuenta la etapa de las crías, se observó que los huevos son la etapa donde se da un menor cuidado desde el punto de vista de inspecciones por parte de los padres. Dichos resultados concuerdan con lo encontrado por Itzkowitz & Nyby (1982) en donde los padres se ausentan más veces y por más tiempo durante el cuidado de los huevos, en especial los machos. Además, es justamente entre la etapa de huevos y larvas donde se da la mayor mortalidad (Nagoshi 1987), lo cual respalda los resultados de este estudio.

En cuanto al comportamiento territorial hacia conespecíficos y heteroespecíficos, se encontró que, tanto para machos como para hembras en general, los comportamientos más agresivos (persecución y amenaza) se dirigen en su mayoría a invasores de su misma especie. En repetidas ocasiones se observaron confrontaciones de ambos padres contra parejas vecinas con crías y persecuciones o agresiones a juveniles sin padres. La defensa del territorio durante el período de cuidado tiene el fin de defender a las crías contra posibles depredadores (Kohda 1995). Algunos estudios han documentado que los cíclidos se pueden alimentar de huevos o crías de otros cíclidos, así como el canibalismo (Mrowka 1987, Wisenden & Keenleyside 1992), e incluso durante este trabajo se observó en dos ocasiones con parejas diferentes la depredación de las crías por parte de juveniles solitarios de su misma especie. Además, la agresión hacia conespecíficos también puede ocurrir para la defensa de sitios de alimentación y de las zonas de apareamiento (Kohda 1995). El segundo grupo más atacado y con más señales de advertencia fue la familia Characidae. Las especies de esta familia se alimentan de algas, semillas, insectos y crías de peces (Bussing 1998), por lo que suponen un alto riesgo a la supervivencia de las crías. Aunque los carácidos suelen ser agresivos no se observó ningún ataque directo de estos peces hacia las crías o adultos de *A. sajica*.

En general, las hembras en presencia del macho realizaron más comportamientos agresivos de persecución mientras que los machos realizaron más comportamientos de advertencia o inclusive no reaccionaron hacia el intruso, lo cual es respaldado por otros estudios, en donde la hembra siempre es la que presenta comportamientos más agresivos (Itzkowitz 1985, Desjardins *et al.* 2008, Arnott & Elwood 2009). Sin embargo, en este estudio las hembras en ausencia de macho, al igual que los machos, utilizan más el comportamiento de amenaza. Se ha documentado que los comportamientos agresivos o de ataques directos representan un alto riesgo para los padres (Itzkowitz 1985, Desjardins *et al.* 2008) y a su vez, son más costosos en términos energéticos que los comportamientos de despliegues o amenazas ya que en otras especies los machos al competir entre sí presentan una secuencia de comportamientos que se vuelven cada vez más agresivos en caso de que su oponente no se retire (Ros *et al.* 2006). Además, en hembras se ha visto que el tamaño de su oponente puede influir en su nivel de agresividad: si el oponente es más grande que ella, la hembra realiza más despliegues y menos ataques directos (Itzkowitz 1985). Es probable que las hembras, al estar solas, se sientan mucho más amenazadas que cuando están junto al macho y por esta razón reduzcan sus ataques directos.

En conclusión, el sexo es un factor relevante en las labores que cumple cada padre durante el cuidado de sus crías. Las hembras se vieron involucradas tanto en tareas de alimentación como de defensa de las crías. En pareja, las hembras y los machos realizan un número de inspecciones muy similar, aunque la duración de estas se prolonga mucho en el caso de los machos, y en ausencia del macho, el número de inspecciones de la hembra es mínimo. La etapa de las crías también es un factor determinante en el cuidado, la etapa de huevos es la que recibe más ausencias por parte de ambos padres. Además,

se determinó que los otros individuos de *A. sajica* suponen la mayor amenaza para los padres y sus crías.

Agradecimientos

A Federico Bolaños, Eduardo Chacón y Luis Sandoval por la coordinación del curso el apoyo con el diseño experimental e ideas para el proyecto, y la ayuda con el análisis estadístico. A Marcelo Araya por la orientación con el análisis e interpretación de los resultados. A Mario Espinoza y Juan José Alvarado por el préstamo de equipo fotográfico. A Beatriz Naranjo por el aporte de ideas para el proyecto.

Bibliografía

- Arnott, G. & R. W. Elwood. 2009. Gender differences in aggressive behavior in convict cichlids. *Animal Behaviour* 78:1221-1227.
- Awata, S. & M. Kohda. 2004. Parental roles and the amount of care in a biparental substrate brooding cichlid: the effect of size difference within pairs. *Behaviour* 141:1135-1149.
- Baylis, J. R. 1981. The evolution of parental care in fishes, with reference to Darwin's rule of male sexual selection. *Environmental Biology of Fishes* 6:223-251.
- Barreto, F. & E. Gonçalves-de-Freitas. 2011. Reproductive behavior and parental roles of the cichlid fish *Laetacara araguaiae*. *Neotropical Ichthyology* 9:355-362.
- Budaev, S. V., D. D. Zworykin & A. D. Mochev. 1999. Individual differences in parental care and behavior profile in the convict cichlid: a correlation study. *Animal Behaviour* 58:195-202.
- Bussing, W. A. 1974. Two new species of cichlid fishes, *Cichlasoma sajica* and *C. diquis*, from southeastern Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 22:29-49.
- Bussing, W. A. 1998. *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*. 2° Ed. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- Carlisle, T. R. 1985. Parental response to brood size in a cichlid fish. *Animal Behaviour* 33:234-238.
- Coleman, R. D. & R. U. Fischer. 1991. Brood size, male fanning effort and the energetics of a nonshareable parental investment in bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* (Teleostei: Centrarchidae). *Ethology* 87:177-188.
- Desjardins, J. K., K. A. Stiver, J. L. Fitzpatrick & S. Balshine. 2008. Differential responses to territory intrusions in cooperatively breeding fish. *Animal Behaviour* 75:595-604.
- Dupuis, H. M. & M. H. Keensleyside. 1982. Egg-care behavior of *Aequidens paraguayensis* (Pisces, Cichlidae) in relation to predation pressure and spawning substrate. *Canadian Journal of Zoology* 60:1794-1799.
- Fiszbein, A., M. Cánepa, G. R. Vázquez, C. Maggese & M. Pandolfi. 2010. Photoperiodic modulation of reproductive physiology and behaviour in the cichlid fish *Cichlasoma dimerus*. *Physiology & Behavior* 99:425-432.
- Gonzalez-Voyer, A., J. L. Fitzpatrick & N. Kolm. 2008. Sexual selection determines parental care patterns in cichlid fishes. *Evolution* 62:2015-2026.

- Gross, M. R. & C. Sargent. 1985. The evolution of male and female parental care in fishes. *American Zoologist* 25:807-822.
- Harrison, F., Z. Barta, I. Cuthill & T. Székely. 2009. How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 1800-1812.
- Itzkowitz, M. (1985). Sexual differences in offspring defense in a monogamous cichlid fish. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 70:247-255.
- Itzkowitz, M. & J. Nyby. 1982. Field observations on parental behavior of the Texas cichlid *Cichlasoma cyanoguttatum*. *American Midland Naturalist* 108:364-368.
- Itzkowitz, M., N. Santangelo & M. Richter. 2001. Parental division of labour and the shift from minimal to maximal role specializations: an examination using a biparental fish. *Animal Behaviour* 61:1237-1245.
- Itzkowitz, M., N. Santangelo, A. Cleveland, A. Bockelman & M. Richter, 2005. Is the selection of sex-typical parental roles based on an assessment process? A test in the monogamous convict cichlid fish. *Animal Behaviour* 69:95-105.
- Keenleyside, M. H. 1991. *Cichlid fishes: behavior, ecology and evolution*. Chapman & Hall, Londres, Reino Unido.
- Kohda, M. 1995. Territoriality of male cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Ecology of Freshwater Fish* 4:180-184.
- Lavery, R. J. & S. G. Reebs. 1994. Effect of mate removal on current and subsequent parental care in the convict cichlid (Pisces: Cichlidae). *Ethology* 97:265-277.
- Mrowka, W. 1987. Filial cannibalism and reproductive success in the maternal mouthbrooding cichlid fish *Pseudocrenilabrus multicolor*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21:257-265.
- Nagoshi, M. 1987. Survival of broods under parental care and parental roles of the cichlid fish, *Lamprologus toae*, in Lake Tanganyika. *Japanese Journal of Ichthyology* 34:71-75.
- Rodrigues, R. R., J. Zuanon, K. Del-Claro & L. N. Carvalho. 2012. Reproductive behavior of the Amazonian dwarf cichlid *Apistogramma hippolytae* (Kullander, 1982): offsetting costs and benefits. *Acta Ethologica* 15:47-53.
- Ros, A., K. Becker & R. F. Oliveira. 2006. Aggressive behavior and energy metabolism in a cichlid fish, *Oreochromis mossambicus*. *Physiology & Behaviour* 89:164-170.
- Smith, C. & R. J. Wootton. 1995. The costs of parental care in teleost fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 5:7-22.
- Vilchez, B. & O. Rocha. 2004. Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido en la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Kurú* 1:1-14.
- Wiseden, B. D. 1995. Reproductive behaviour of free-ranging convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Environmental Biology of Fishes* 43:121-134.
- Wiseden, B. D. & H. A. Keenleyside. 1992. Intraspecific brood adoption in convict cichlids: a mutual benefit. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31:263-269.

Cuadros y Figuras

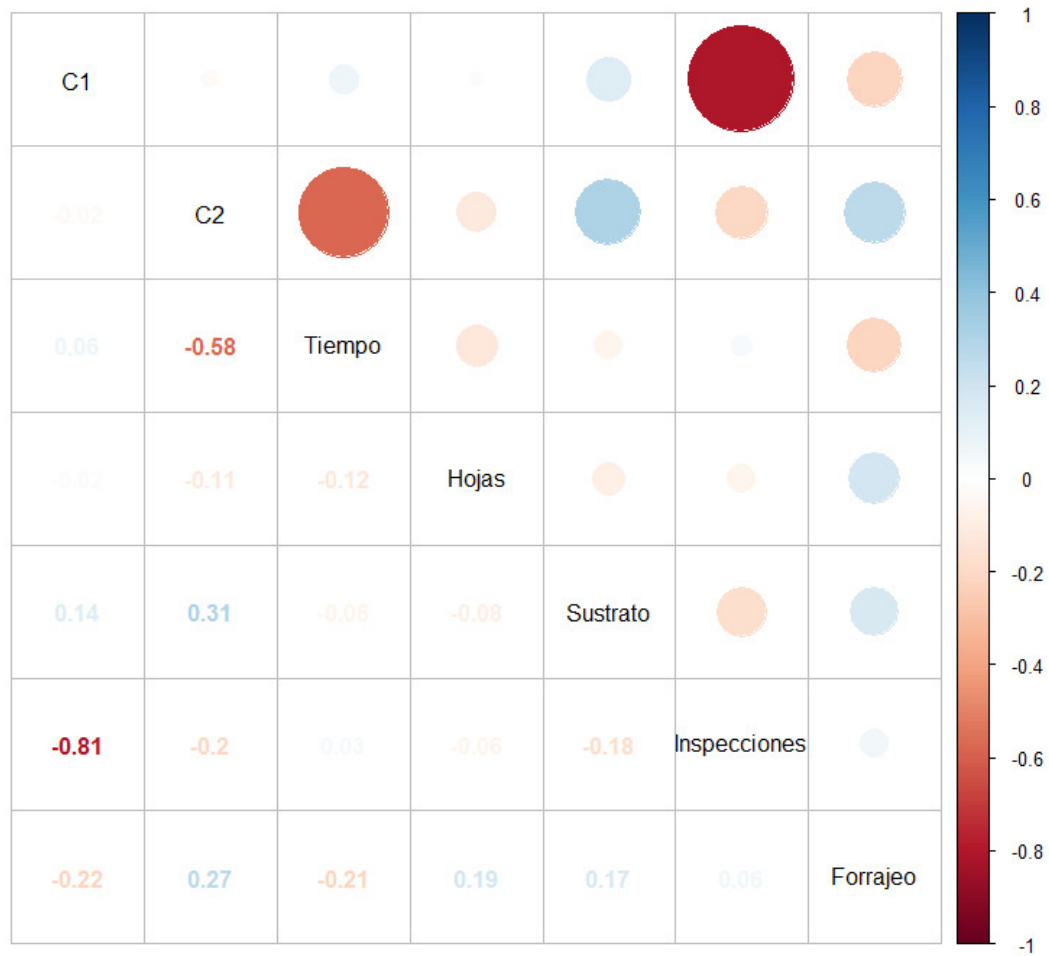


Figura 1. Análisis de correlaciones de ambos componentes obtenidos del NMDS con respecto a las variables de comportamiento originales. En el triángulo superior, el tamaño de los círculos representa la fuerza de la correlación, mientras que el color se refiere a la dirección de dicha correlación (positiva o negativa). El triángulo inferior muestra los valores de las correlaciones, de igual forma, el color representa la dirección de las correlaciones.

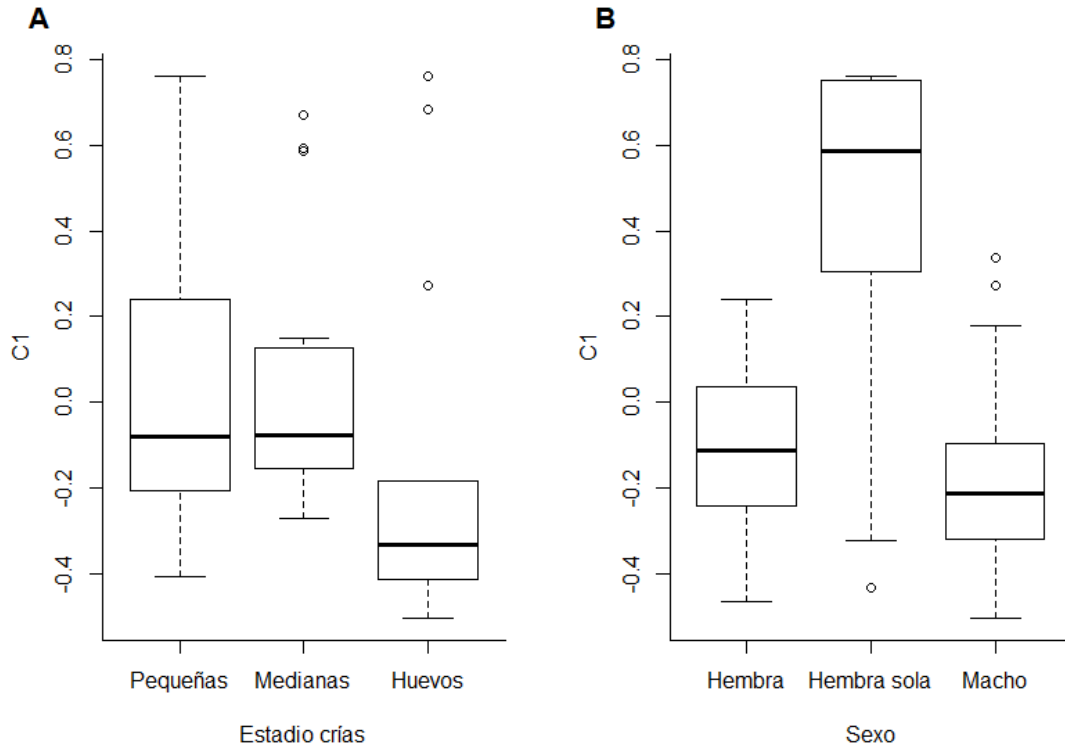


Figura 2. Comparación de la respuesta de las parejas según la etapa de las crías (A) y el sexo de los padres (B) hacia los comportamientos resumidos en el componente 1 (ver Fig. 1).

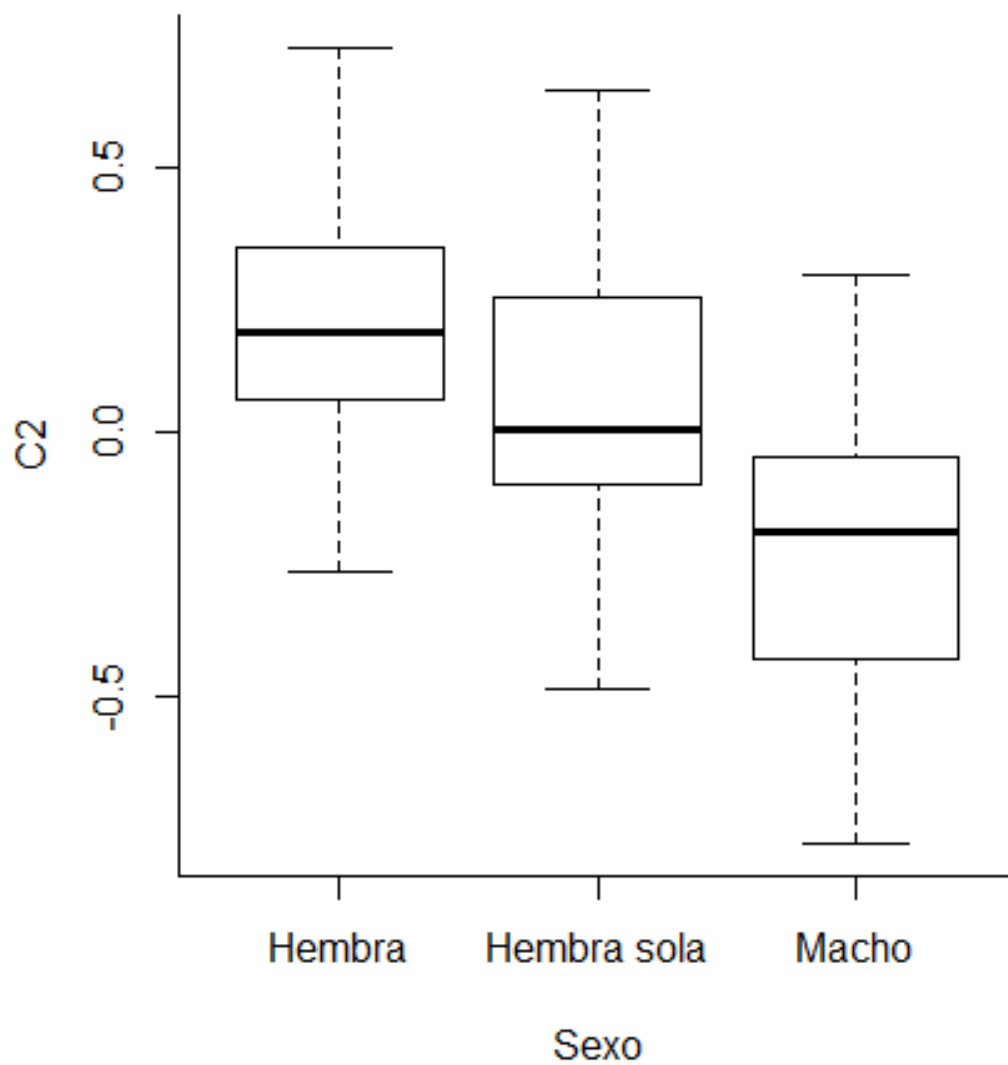


Figura 3. Comparación de la respuesta de las parejas según el sexo de los padres hacia los comportamientos resumidos en el componente 2 (ver Fig. 1).

Cuadro 1. Pruebas de chi cuadrado realizadas para comparar la cantidad de comportamientos de amenaza hacia otros grupos (peces o crustáceos) según el sexo de *A. sajica*.

| Sexo | Comportamiento | χ^2 | g.l. | Probabilidad |
|-------------------|------------------------|----------|------|--------------|
| Hembra sola | Amenaza | 22.39 | 4 | p<0.001 |
| | Extensión aleta dorsal | 101.55 | 6 | p<0.001 |
| | Persecución | 27.25 | 4 | p<0.001 |
| | Nada | 63.37 | 5 | p<0.001 |
| Hembra acompañada | Amenaza | 175.87 | 7 | p<0.001 |
| | Extensión aleta dorsal | 137.19 | 6 | p<0.001 |
| | Persecución | 171.92 | 6 | p<0.001 |
| | Nada | 29.39 | 5 | p<0.001 |
| Macho | Amenaza | 170.74 | 7 | p<0.001 |
| | Extensión aleta dorsal | 95.40 | 6 | p<0.001 |
| | Persecución | 101.29 | 5 | p<0.001 |
| | Nada | 57.69 | 6 | p<0.001 |

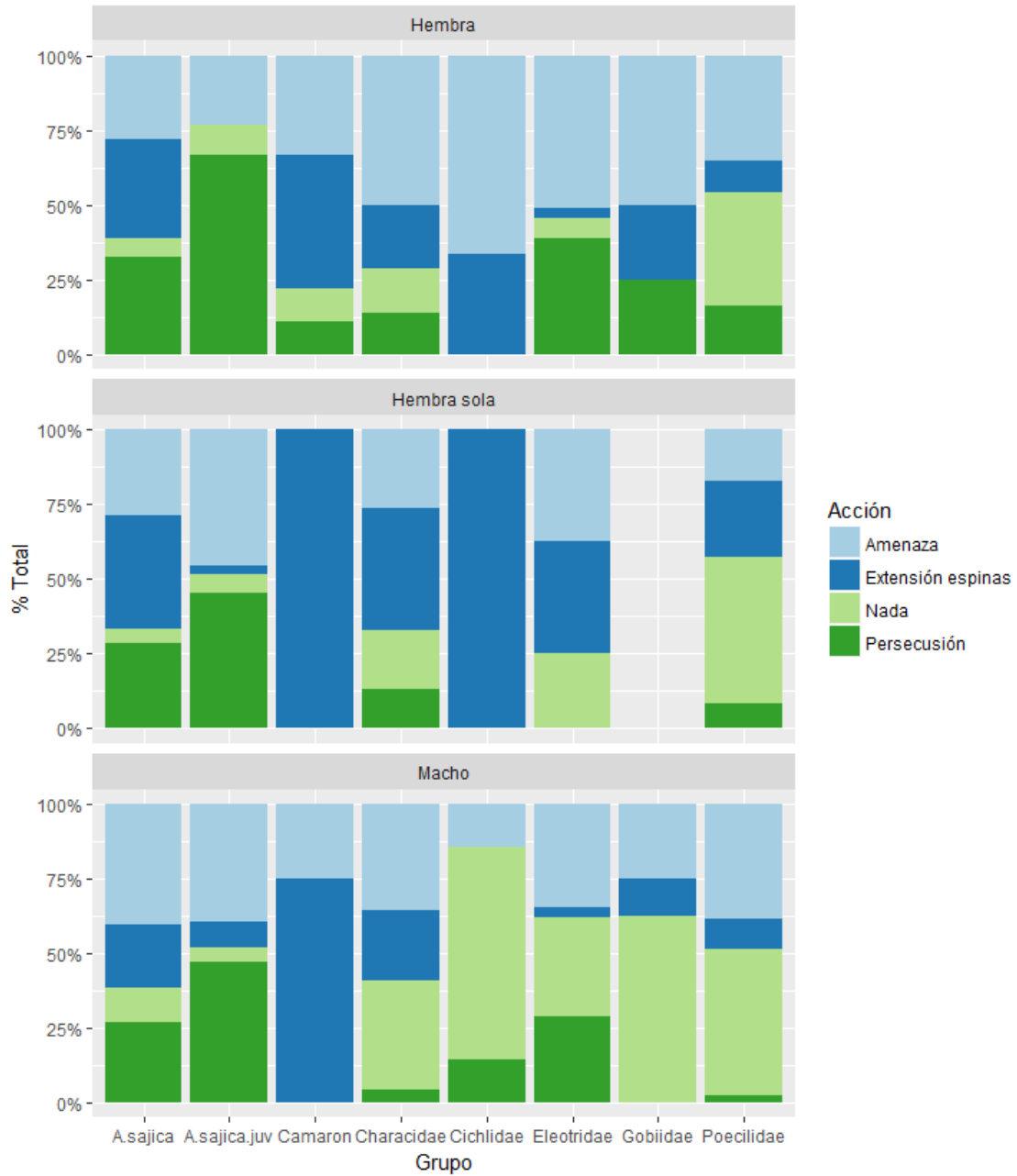


Figura 4. Total de tipo de comportamientos territoriales dirigidos a caga grupo presente en la poza según la categoría de sexo.

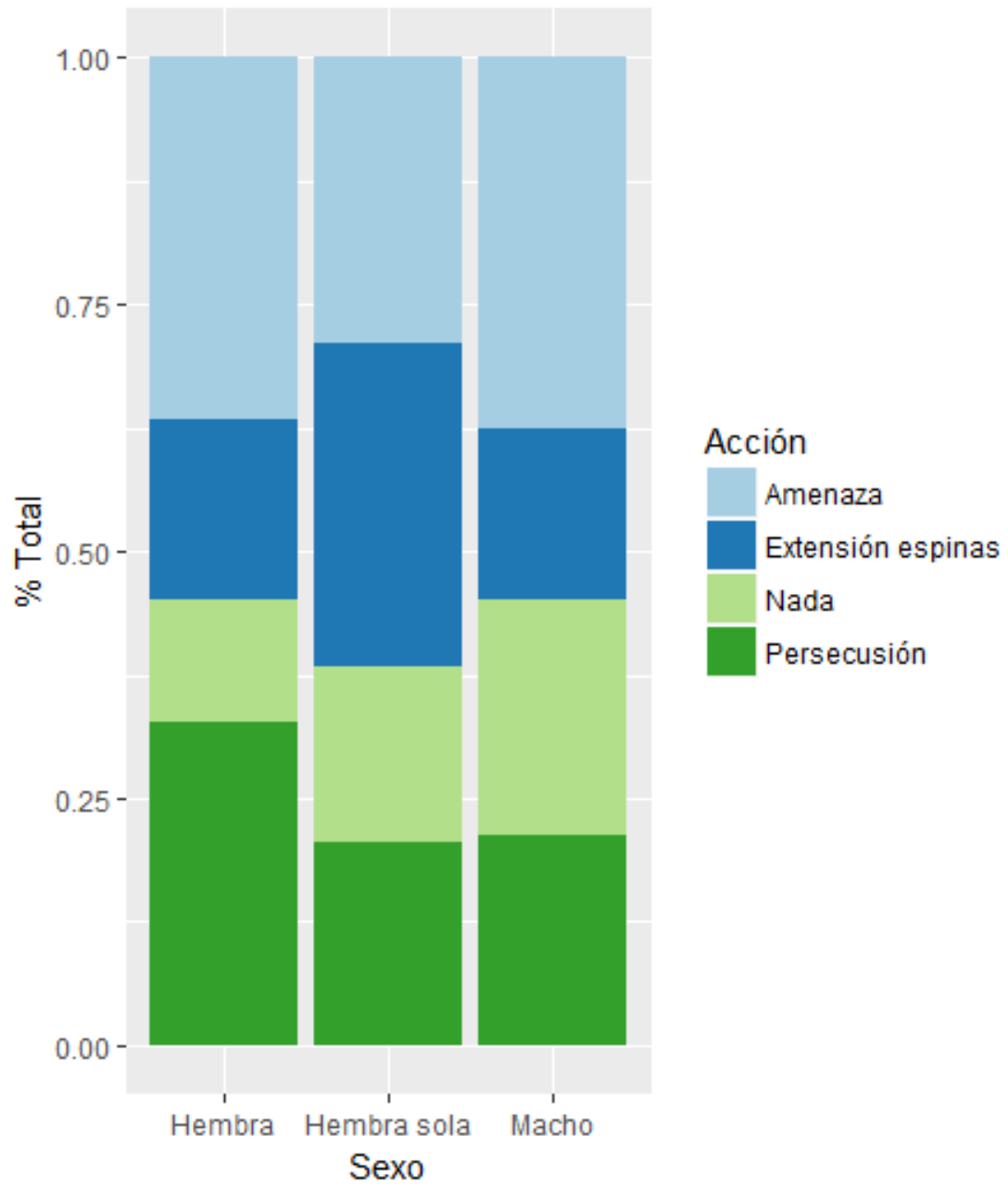


Figura 5. Total de comportamientos territoriales utilizados por cada categoría de sexo.

Relación entre el sistema reproductivo de los higuerones y sus avispas no polinizadoras

Yanil Bravo-Méndez

Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica;yanilbm91@gmail.com

Los árboles de higuerón y sus avispas presentan una asociación simbiótica mutualista ampliamente estudiada. Sin embargo, las avispas polinizadoras del *Ficus* conviven dentro del sicono de los higuerones con otras avispas, de las cuales no se tiene claro su papel dentro de este. En algunas ocasiones se les ha atribuido un efecto negativo, mientras que en otras no se ha encontrado ningún efecto. Con el fin de determinar el efecto que poseen las avispas no polinizadoras (ANP) en el éxito reproductivo, medido como número de semillas y avispas polinizadoras producidas en cada sicono, se contaron las semillas, agallas, avispas polinizadoras y ANP producidas por *Ficus costaricana*, *Ficus insípida* y *Ficus tonduzii*. Se utilizaron modelos lineales generalizados para determinar el efecto de las ANP sobre la producción de polinizadores y semillas en los siconos. Se observó alta variación en la cantidad de semillas y avispas polinizadoras. No se observó un efecto de las ANP en las semillas y avispas polinizadoras para *F. costaricana* y *F. insípida*. Se ha propuesto que esto puede deberse a varias hipótesis como coevolución, mimetismo y comensalismo. *F. tonduzii* presentó un efecto negativo leve únicamente en la producción de semillas lo que podría indicar que la ANP a

Palabras clave: Coevolución, cleptoparasitismo, parasitismo, relaciones mutualistas, relaciones antagónicas.

El proceso coevolutivo puede resultar de una relación mutualista entre dos especies, que surge de la utilización recíproca de los simbiositos con el fin de obtener beneficios y minimizar costos (Anstett 2001, Jansen-González *et al.* 2012). Diversos síndromes de polinización planta-insecto exhiben este tipo de interacción, mediante la cual, la planta puede ser polinizada mientras que el insecto recibe ciertos recursos como polen, néctar y aromas (Hanson & Ramírez 2006). Los árboles del género *Ficus* (Moraceae) presentan inflorescencias encapsuladas en forma globular (sicono), que muestran un mutualismo obligado con las avispas de la familia Agaonidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). En esta relación, las larvas de las avispas consiguen un sitio para el desarrollo de larvas, mediante la formación de agallas en las flores del *Ficus*, mientras que este a su vez, asegura la polinización, que es realizada únicamente por estas avispas (Ramírez 1970, West *et al.* 1996, Hanson & Ramírez 2006).

Las especies de *Ficus* tienen dos sistemas reproductivos, dioico o monoico (Anstett *et al.* 1998). En los árboles monoicos se establece un conflicto de intereses, ya que las flores pueden funcionar como femeninas o masculinas (Anstett 2001). Las flores masculinas poseen un estilo corto y pedúnculo largo, contrario a las flores femeninas que tienen un estilo largo y pedúnculo corto. Las flores masculinas son ovipositadas y por lo tanto, emergerán avispas, mientras las flores femeninas son polinizadas y producirán semillas, pero nunca ambas (Herre 1989, Anstett 2001, Cardona *et al.* 2007). Por su parte, los polinizadores únicamente están interesados en ovipositar la mayor cantidad de flores del sicono (Herre 1989). No obstante, este mutualismo se ha mantenido estable e inclusive interacciona con otros organismos, ya que dentro del sicono las avispas polinizadoras conviven con otras especies de avispas, que al parecer no le brindan ningún servicio al árbol (Kerdelhué & Rasplus 1996). La biología de estas avispas no polinizadoras (ANP) es

poco entendida y se desconoce aún más su función ecológica dentro del sicono (West *et al.* 1996, Cardona *et al.* 2007).

Las ANP han sido descritas como cleptoparásitos, parásitos, parasitoides, inquilinos y comensalistas (Kerdelhué & Rasplus 1996, West *et al.* 1996, Bronstein 2001, Cardona 2012), por lo que es posible que su efecto varíe dependiendo de la especie involucrada y el tipo de interacción que posea con los miembros del mutualismo. Bronstein (1991) menciona que las ANP pueden incluso favorecer el mutualismo al impedir la sobre-explotación de las flores por parte de las avispas polinizadoras. West y Herre (1994), obtienen un efecto negativo de las ANP solamente sobre las avispas polinizadoras. Mientras que Cardona y colaboradores (2012), señalan que las ANP, tienen un efecto negativo en la producción de semillas y polinizadores.

Debido a la escasa información y a la variación en los resultados obtenidos, sobre el papel que juegan las ANP en la coevolución entre el *Ficus* y sus avispas, se plantea el siguiente estudio con el fin de determinar el efecto que poseen las ANP en el éxito reproductivo del árbol, medido como número de semillas, y en la cantidad de avispas polinizadoras producidas en cada sicono. Para esto se estudiaron tres especies de *Ficus* monoicos y las avispas involucradas. Se espera que si las ANP ocupan generalmente las flores conocidas como “flores de capas externas”, que son de mayor importancia para la producción de semillas entonces la función femenina de los árboles se verá afectada. Mientras que si las ANP son capaces de utilizar no solo las “flores de capas externas” si no que simultáneamente pueden hacer uso de las “flores de capas internas”, que son las mismas utilizadas por los polinizadores, entonces la función masculina se verá también negativamente afectada.

Materiales y métodos

Sitio de estudio— El estudio se realizó en Agua Buena de Rincón de Osa, dentro de la Reserva Forestal Golfo Dulce, en las tierras bajas del pacífico sur de Costa Rica (8°41'58"N y 83°30'43"O). El clima de esta región se caracteriza por ser lluvioso con influencia monzónica, cuyo rango de temperatura va de los 17°C-30°C y una precipitación media anual de 4282 mm (Solano & Villalobos 2000). Según la clasificación de zonas de vida (Holdridge *et al.* 1971), el ecosistema corresponde a un bosque muy húmedo tropical. Los bosques de la región son sumamente diversos, con más de 2600 especies de plantas vasculares registradas (Gilbert *et al.* 2016).

Especies de estudio—A continuación se describen las especies de árboles estudiadas:

Ficus costaricana (Liebm.) Miq.: Arbusto o árbol, normalmente epífita. Presenta estípulas persistentes, esparcidas o densamente pubescentes con tricomas dorados. Sus higos son pareados, glabros, sésiles y pequeños (0.8-1.2 cm de diámetro).

Ficus insipida Willd.: Árbol, terrestre. Puede llegar a medir 25 m. Presenta hojas con ápices agudos, higos solitarios, pedunculados, glabros y grandes (1.5-2.5 cm de diámetro). Prefiere los ambientes ribereños o llanuras aluviales.

Ficus tonduzii Standl.: Árbol, terrestre. Puede llegar a medir 25 m. Tiene hojas anchas con venación secundaria muy conspicua. Higos solitarios, glabros, sésiles y grandes (1.1-2.5 cm de diámetro) (Hammel *et al.* 2003).

Métodos de muestreo— La recolecta de datos se realizó del 29 de enero al 7 de febrero del 2017. Debido a la floración asincrónica que presentan los árboles del género *Ficus* se trabajó únicamente con aquellos que poseían siconos, sin importar su ubicación,

sin embargo, se anotaron algunos caracteres referentes al hábitat, aunque la mayoría de árboles se encontraban en las orillas de las calles y dentro de potreros. Para cada especie de árbol se colectaron 10 siconos que se encontraban en una fase en la que las avispas habían comenzado a emerger de las agallas pero no habían abandonado el sicono. Estos se colocaron en bolsas y se llevaron al laboratorio. Después de uno o dos días, cuando las avispas terminaron de emerger, los individuos se contaron y se separaron en sexos y morfoespecies. Posteriormente se almacenaron en alcohol al 70% e identificaron los géneros de las avispas polinizadoras y no polinizadoras utilizando la clave de familias y géneros de Hanson y Ramírez (1995). Respecto a las características del sicono, se midió el diámetro de este y el grosor de la pared. Además, mediante la utilización de un estereoscopio, se extrajo y contó el número de semillas y el número de agallas en flores con pedúnculo corto y largo.

Análisis estadístico— El análisis se realizó por separado para cada una de las especies de *Ficus* estudiadas, ya que se evidenció que estas producían cantidades distintas de flores. Primeramente, se calculó el porcentaje de la abundancia relativa de cada género de las avispas polinizadoras y ANP en los siconos de cada especie. Por medio de pruebas de Kruskal-Wallis se comparó si la distribución del diámetro, así como, la cantidad de semillas, agallas, avispas polinizadoras y ANP era diferente entre las especies de *Ficus*, además se utilizó *a posteriori* la prueba Dunn, para observar cuales especies diferían en sus promedios. Tanto las avispas polinizadoras como las no polinizadoras, pueden utilizar las flores de las capas externas, se realizó un modelo de regresión lineal para probar si el número de agallas de pedúnculo corto están relacionadas con la cantidad de ANP que emergieron del sicono. Por último, para cada especie se realizó un modelo de regresión lineal, para determinar el efecto de las ANP en la proporción de semillas y un modelo binomial negativo con ligaje logarítmico para determinar el efecto de las ANP en cantidad de polinizadores en cada especie.

Resultados

En total se utilizaron 10 siconos para cada especie, sin embargo, para *F. insipida*, no fue posible obtener la cantidad de avispas de cuatro siconos. De forma general, los árboles estudiados presentaron un porcentaje promedio de 39.17 % de flores que produjeron semillas, mientras que el 55.39 % y el restante 0.55 % correspondían a flores donde se formaron agallas de pedúnculo largo y corto, respectivamente. Específicamente, en *F. costaricana* se encontraron un total de cinco especies de ANP, mientras que *F. insipida* y *F. tonduzii* solamente una, sin embargo, el porcentaje de ANP en cada sicono fue mayor en estos últimos (Cuadro 1).

Las especies de *Ficus* estudiadas difieren en el diámetro (K-W = 19.16, g.l. = 2, $p < 0.001$, Cuadro 2), proporción de semillas (K-W= 10.84, g.l. = 2, $p = 0.004$, Fig. 1A), proporción de agallas de pedúnculo corto (K-W= 8.93, g.l. = 2, $p = 0.011$, Cuadro 2) y de pedúnculo largo (K-W= 9.61, g.l. = 2, $p = 0.008$, Cuadro 2). Específicamente, *F. costaricana* presentó el diámetro más pequeño, una mayor proporción de semillas (Fig.1a), una menor proporción de agallas de pedúnculo corto, así como de agallas de pedúnculo largo en comparación con *F. insipida* y *F. tonduzii*. No obstante, entre estas dos últimas no se encontraron diferencias entre los promedios de ninguno de estos aspectos (Cuadro 3).

Además, no se observaron diferencias en la cantidad de avispas polinizadoras emergidas por sicono (K-W= 4.96, g.l. = 2, $p = 0.084$, Fig. 1b), pero sí en la número de ANP emergidas (K-W= 8.20, g.l. = 2, $p = 0.016$, Fig. 1c), donde *F. costaricana* presentó

una menor cantidad de individuos de ANP que *F. insipida* ($p= 0.024$) y *F. tonduzii* ($p= 0.043$), sin embargo estos últimos no difieren entre sí ($p= 0.773$).

Por otra parte, se encontró que para *F. tonduzii* el aumento de la cantidad de ANP en una unidad aumenta en 0.002 la proporción de agallas de pedúnculo corto ($F = 0.002$, g.l. = 9, $p= 0.042$), mientras que en *F. costaricana* ($F= -0.0002$, g.l. = 9, $p= 0.780$) y *F. insipida* ($r = 0.0002$, g.l. = 5, $p= 0.82$) no presentaron ningún efecto (Fig. 2).

Por último, no se observó algún efecto por parte de las ANP en el número de avispas polinizadoras emergidas en ninguna de las especies estudiadas (Cuadro 4). Finalmente, se observó en *F. tonduzii* un leve efecto negativo de las ANP presentes en la cantidad de semillas producidas, pero no en las otras especies (Cuadro 5).

Discusión

Los resultados obtenidos muestran una alta variación en el promedio de semillas y avispas polinizadoras producidas en los siconos de las tres especies de *Ficus* estudiadas. Esta alta variación ha sido reportada anteriormente a nivel de sicono, árbol y a una escala temporal en *Ficus aurea* y su polinizador *Pegoscapus jimenezii* (Bronstein y Hossaert-Mckey 1996). No obstante, aún no está claro cómo se mantiene esta relación mutualista de alta especificidad, ya que los beneficios para cada parte como son la producción de semillas para el *Ficus* y la formación agallas por parte de la avispa polinizadora son poco fiables (Bronstein & Hossaert-Mckey 1996). Es posible que la selección favorezca la variación en vez ser selección estabilizadora, y que el sistema sea impredecible para las avispas, debido a la alta variación en la producción de flores de pedúnculo largo y corto, por lo tanto unas veces ganará la avispa y en otras el árbol.

La simbiosis mutualista entre las plantas del género *Yucca* y sus polillas polinizadoras, son también ejemplo de lo mencionado anteriormente, pero en lugar de crear agallas en las flores, la larva de la polilla se alimenta de las semillas (Andicott 1986). Al igual que los resultados aquí obtenidos, la proporción de semillas sacrificadas para lograr el desarrollo de la larva y cuyo adulto se encargará de dispersar el polen es altamente variable (Andicott 1986).

Pellmyr y Thompson (1992) sugieren que este tipo de relaciones específicas de alta variación tienen explicaciones últimas y no próximas, ya que la mayoría de estas interacciones mutualistas en un inicio eran antagónicas. De esta forma, se presume que se originó un linaje de avispas con ciertas preadaptaciones, en los cuales la selección que actuaba sobre los individuos coincidía con la evolución del mutualismo, se convirtieron en mutualistas los costos para ambas partes eran mucho menores que en una relación antagónica (Pellmyr & Thompson 1992, Anstett et al 1997). Por lo tanto, esta relación persiste sin importar el alto grado de variación en los beneficios observados para los simbiosistas.

Además, las ANP no parecen tener un efecto en la variación de la producción de semillas y avispas polinizadoras mostrada por *F. costaricana* ni por *F. insipida*. Por lo tanto, es posible que esta interacción mutualista contemple la presencia de las ANP. Para explicar estos resultados, se han sugerido tres hipótesis; Coevolución, por ejemplo, paredes más gruesas de los siconos promueven ovipositorios más largos en las avispas, la segunda es mimetismo, el *Ficus* no es capaz de distinguir entre larvas de polinizador y no polinizador, y la última, comensalismo, la presencia de ANP no representan un costo importante para el *Ficus* (Bronstein, 1991).

No obstante, las ANP parecen tener un efecto negativo leve en la producción de semillas de *F. tonduzii*. Esta especie presentó una mayor abundancia de ANP, por lo tanto, es posible exista una cantidad a partir de la cual se observaría un efecto negativo por parte de estas. Esto es similar a lo que sucede con el tamaño de las agallas, donde especies de mayor tamaño succionan más recursos del sicono, y por lo tanto reducen más la cantidad de polinizadores y semillas (Conchou *et al.* 2014). No obstante, esta mayor propensión de *F. tonduzii* a ser colonizada por ANP, no parece estar relacionada al diámetro, grosor de la pared o hábito arbóreo, ya que *F. insipida* también posee estas características similares, y sin embargo, no presentó el efecto negativo por parte de las ANP.

Las ANP solamente afectaron la producción de semillas y no a los polinizadores de *F. tonduzii*, esto puede ser debido a que *Critogaster* sp. esté utilizando principalmente las flores de capas externas, para el desarrollo de sus larvas, lo que también ha sido reportado para otras especies como *Sycophaga sycomori* en *Ficus sycomorus* (Galil *et al.* 1970), *Sycophaga silvestrii* en *Ficus sur* y *Heteradrium* sp. en *Ficus andicola* (Kerdelhué & Rasplus 1996).

Por otra parte, debido a que la mayoría de ANP ovipositan los ovarios al insertar el ovipositor a través de la pared del sicono, el grosor de esta es uno de los factores limitantes en este proceso (Kerdelhué & Rasplus 1996, Tzeng *et al.* 2014). *F. costaricana* era la especie con siconos más pequeños y pared de menor grosor y poseía una mayor riqueza de especies de ANPF. Se ha estimado que los siconos de *Ficus sur* que poseían un diámetro menor en comparación con siconos de *Ficus vallis-choudae*, presentaron una mayor cantidad de especies de ANP, 10 y 4 especies, respectivamente (Kerdelhué & Rasplus 1996). Además, conforme aumenta el grosor de pared emergen una menor cantidad de ANP, ya que pocas logran alcanzar los ovarios (Tzeng *et al.* 2014). Es posible que la delgada pared que poseen los siconos de *F. costaricana* permita que varias especies de ANP alcancen con mayor facilidad los ovarios.

La mayor parte de los estudios demuestran que las ANP tienen un efecto negativo en ambos miembros del mutualismo, tanto en la producción de semillas del higuerón como de avispas polinizadoras (Kerdelhué & Rasplus 1996, Elías *et al.* 2007, Cardona *et al.* 2012, Conchou *et al.* 2014). Sin embargo, la mayoría de estudios están basados en observaciones indirectas, y no se considera que existe una alta diversidad en las formas de alimentación de las ANP, por lo tanto los efectos en cada uno de los miembros del mutualismo puede variar. Por ejemplo, los géneros *Torymus*, *Idarnes* y *Sycophaga*, se pueden alimentar de primordios florales femeninos, flores femeninas, tejido vegetal suministrado por las agallas y semillas (Bronstein 1991, Elías *et al.*, 2012). Con base en esto, no es posible asignar un efecto general en el sistema mutualista entre el *Ficus* y sus avispas polinizadoras, por lo que es necesario identificar independientemente el rol que juega cada especie.

Contrario a lo postulado en algunos estudios, también se ha propuesto que la presencia de las ANP puede favorecer la relación mutualista entre el *Ficus* y sus avispas polinizadoras. La hipótesis “libre de enemigos” (Dunn *et al.* 2008) destaca que las avispas polinizadoras evitan ovipositar en las flores de capas más externas del sicono, ya que estas son ocupadas mayormente por los cleptoparásitos (West *et al.* 1996, Dunn *et al.* 2008, Al-Beidh *et al.* 2012, Tzeng *et al.* 2014). Por lo tanto, es importante considerar exactamente de cuales agallas emerge cada especie de ANP, con el fin de tener una noción más clara de la función que cumplen dentro del sicono. Además, debido a la alta variación observada, se recomienda para próximos estudios ampliar el número de siconos

para cada especie, realizarlo a una escala temporal mayor y considerar más especies de *Ficus* que compartan características como el diámetro y grosor de la pared del sicono.

En conclusión, se observó un alto grado de variación en la producción de semillas, avispas polinizadoras, sin embargo, esta variación no parece estar relacionada con las ANP, con excepción de *F. tonduzii* en la que se observó una relación leve. Sin embargo, este efecto no parece estar relacionado a características morfológicas, ya que *F. tonduzii*, poseía una morfología similar a *F. insípida* y esta última no mostró ningún efecto de las ANP. Tampoco se observó una relación entre las avispas no polinizadoras y la cantidad de avispas polinizadoras que emergieron del fruto en ninguna de las especies. Por lo tanto, se rechaza la hipótesis de que las ANP tienen un efecto en la función masculina y/o femenina de las flores de las especies de *Ficus* estudiadas.

Agradecimientos

A los profesores Eduardo Chacón, Federico Bolaños, Luis Sandoval y Paul Hanson por sus sugerencias, comentarios y ayuda brindada durante la realización de este trabajo. A los compañeros que hicieron más ameno la colecta de datos.

Bibliografía

- Addicott, J. 1986. Variation in the costs and benefits of mutualism: the interaction between yuccas and yucca moths. *Oecologia* 70: 486-494.
- Al-beidh, S., D.W. Dunn, S.A. Power & J.M. Cook. 2012. Parasites and mutualism function: measuring enemy-free space in a fig-pollinator symbiosis. *Oikos* 121: 1833-1839.
- Anstett, M.C. 2001. Unbeatable strategy, constraint and coevolution, or how to resolve evolutionary conflicts: the case of the fig/fig wasps mutualism. *Oikos* 95: 476-484.
- Anstett, M.C., M. Hossaert-McKey & F. Kjellberg. 1997. Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 94-99
- Anstett, M.C., M. Gibernau & M. Hossaert-McKey. 1998. Partial avoidance of female inflorescences of a dioecious fig by their mutualistic pollinating wasps. *Proceedings of the Royal Society (London)* 265: 45-50.
- Bronstein, J.L. 1991. The nonpollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos* 61: 175-186.
- Bronstein, J.L. & M. Hossaert-McKey. 1996. Variation in reproductive success within a subtropical fig/pollinator mutualism. *Journal of Biogeography* 23: 433-446.
- Cardona, W., P. C. De Ulloa & G. Kattan. 2007. Avispas no polinizadoras asociadas a *Ficus andicola* (Moraceae) en la Cordillera Central de Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 33:165-170.
- Cardona, W., G. Kattan & P. C. De Ulloa. 2012. Non-pollinating fig wasps decrease pollinator and seed production in *Ficus andicola* (Moraceae). *Biotropica* 45: 203-208.
- Conchou, L., M. Ciminera, M. Hossaert-McKey & F. Kjellberg. 2014. The non-pollinating wasps associated with *Ficus guianensis*: Community structure and impact of the large species on the fig/pollinator mutualism. *Acta Oecologica* 57: 28-37.

- Dunn, D. W., S. T. Segar, J. Ridley, R. Chan, R. H. Crozier, Y. W. Douglas & J. M. Cook. 2008. A role for parasites in stabilising the fig-pollinator mutualism. *Plos Biology* 6: 490-496.
- Elías, L. G., F. H. Farache & R. A. Pereira. 2007. Effect of non-pollinating fig wasps over fig-fig wasp mutualism. *Iheringia Serie Zoologia* 97: 253-256.
- Elías, L. G., S. Teixeira, F. Kjellberg & R. Pereira. 2012. Diversification in the use of resources by *Idarnes* species: bypassing functional constraints in the fig-fig wasp interaction. *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 114-122.
- Galil, J., Dulberger, R. & Rosen, D. 1970. The effects of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of the syconia in *Ficus sycomorus*. *New Phytologist* 69: 103-111.
- Gilbert, L. E., C. A. Christen, M. Altrichter, J. T. Longino, P. M. Sherman, R. Plowes, M. B. Swartz, K.O. Winemiller, J. A. Weghorst, A. Vega, P. Phillips, C. Vaughan, & M. Kappelle. 2016. The southern pacific lowland evergreen moist forest of the Osa region. Pp. 360-411. *In*: M. Kappelle, ed. *Costa Rican Ecosystems*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Hammel, B. E., M. H. Grayum, C. Herrera & N. Zamora. 2003. *Manual de plantas de Costa Rica*. Vol. II. San Luis, Missouri. :Missouri Botanical Garden.
- Hanson, P. E. & W. Ramírez. 1995. Mymarommatoidea y Chalcidoidea, pp. 303-437 *In*: Hanson, P. E. & I. D. Gauld, eds. *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, New York, Estados Unidos.
- Hanson, P. E. & W. Ramírez. 2006. The chalcidoid families, pp. 266-383 *In*: Hanson, P. E. & I. D. Gauld, eds. *Hymenoptera de la Region Neotropical*. *Memoirs of the American Entomological Institute*, Gainesville, Estados Unidos.
- Herre, E. A. 1989. Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinator wasps. *Experientia* 45: 637-647.
- Holdridge, L. R., W. C. Grenke, W. H. Hatheway, T. Liang & J. A. Tosi. 1971. *Forest environments in the tropical life zone*. Pergamon Press, Oxford.
- Jansen-González, S., de Padua Teixeira & R. A. Pereira. 2012. Mutualism from the inside: coordinated development of plant and insect in an active pollinating fig wasp. *Arthropod-Plant Interaction* 6: 601-609.
- Kerdelhué, C. & J. Y. Rasplus. 1996. Nonpollinating Afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos* 75: 3-14.
- Ramírez B., W. 1970. Taxonomic and biological studies of Neotropical fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae). *University of Kansas Science Bulletin* 49: 1-44.
- Pellmyr, O., & J. N. Thompson. 1992. Multiple occurrences of mutualism in the yucca moth lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 89: 2927-2929.
- Solano, J., & R. Villalobos. 2000. *Regiones y subregiones climáticas de Costa Rica*. San José, Costa Rica: Instituto Meteorológico Nacional. 20p.
- Tzeng, H.Y., C. H. Ou, F. Y. Lu, A. Bain, L. S. Chou & F. Kjellberg. 2014. The effect of fig wall thickness in *Ficus erecta* var. *beecheyana* on parasitism. *Acta Oecologica* 57: 38-43.

- West, S. A. & E. A. Herre. 1994. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and the implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London* 258: 67-72.
- West, S.A., E. A. Herre, D. M. Windsor & P. R. Green. 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating wasp communities. *Journal of Biogeography* 23: 447-458.

Cuadros y Figuras

Cuadro 1. Porcentaje promedio y desviación estándar de la abundancia por sicono para cada género de avispas polinizadoras y no polinizadoras (ANP) para cada especie de *Ficus*.

| Especie árbol | Taxón insecto | Subfamilia | Tipo | Porcentaje |
|-----------------------|------------------------------|---------------|-------------|------------------|
| <i>F. costaricana</i> | <i>Pegoscapus estherae</i> | Agaoninae | Polinizador | 92.63 ± 6.68 |
| | <i>Nadelaia</i> | Pteromalinae | ANP | 0.51 ± 1.28 |
| | <i>Idarnes</i> (amarilla) | Sycophaginae | ANP | 0.39 ± 0.96 |
| | <i>Aepocerus</i> | Otitesellinae | ANP | 0.25 ± 0.54 |
| | <i>Heteradrium</i> | Otitesellinae | ANP | 2.86 ± 4.49 |
| | <i>Idarnes</i> (negra) | Sycophaginae | ANP | 3.56 ± 3.83 |
| <i>F. tonduzii</i> | <i>Tetrapus</i> sp. | Agaoninae | Polinizador | 84.22 ± 11.94.01 |
| | <i>Critogaster</i> sp. | Sycoryctinae | ANP | 15.78 ± 11.94 |
| <i>F. insipida</i> | <i>Tetrapus costaricanus</i> | Agaoninae | Polinizador | 83.99 ± 7.82 |
| | <i>Critogaster</i> | Sycoryctinae | ANP | 16.01 ± 7.82 |

Cuadro 2. Promedio ± desviación estándar del diámetro, grosor de pared, proporción de agallas de pedúnculo largo (PAPL) y de pedúnculo corto (PAPC), cantidad de semillas, de avispas polinizadoras y cantidad de especies de avispas no polinizadoras (ANP) de los siconos de cada especie de *Ficus* estudiado.

| Variable | Especie | | |
|-----------------------------------|---------------------------|-----------------------------|------------------------------|
| | <i>F. costaricana</i> | <i>F. tonduzii</i> | <i>F. insipida</i> |
| Diámetro (mm) | 9.4 ± 0.15 ^a | 30.3 ± 0.24 ^b | 30.5 ± 0.43 ^b |
| Grosor de la pared de sicono (mm) | 0.67 ± 0.24 | 4.77 ± 0.31 | 4.42 ± 0.53 |
| Cantidad de semillas | 151.20 ± 64.62 | 133.40 ± 116.68 | 240.33 ± 83.64 |
| PAPC | 0.03 ± 0.02 ^a | 0.08 ± 0.06 ^b | 0.06 ± 0.02 ^b |
| PAPL | 0.46 ± 0.16 ^a | 0.62 ± 0.13 ^b | 0.57 ± 0.08 ^b |
| Cantidad de polinizadores (♀♂) | 99.0 ± 26.97 ^a | 175.10 ± 92.29 ^a | 164.83 ± 118.55 ^a |
| Cantidad de individuos de ANP | 8.3 ± 7.92 ^a | 30.1 ± 14.15 ^b | 27.5 ± 14.15 ^b |

Cuadro 3. Comparación múltiple por parejas con la prueba de Dunn (D.t) de los promedios del diámetro del sicono, la proporción de semillas (PS), la proporción de agallas de pedúnculo largo (PAPL) y de pedúnculo corto (PAPC) para *F. costaricana*, *F. insipida* y *F. tonduzii*.

| Variable | Especies | | |
|----------|--|--|---|
| | <i>F. costaricana</i> - <i>F. insipida</i> | <i>F. costaricana</i> - <i>F. tonduzii</i> | <i>F. insipida</i> - <i>F. tonduzii</i> |
| Diámetro | D.t=-3.90, p < 0.001 | D.t=-3.62, p < 0.001 | D.t= 0.38, p= 0.705 |
| PS | D.t= 2.22, p= 0.04 | D.t=3.20, p= 0.004 | D.t= 0.90, p= 0.368 |
| PAPC | D.t=-2.20, p= 0.041 | D.t=-2.84, p= 0.014 | D.t=-0.56, p= 0.578 |
| PAPL | D.t=-2.23, p= 0.039 | D.t= -2.97, p= 0.009 | D.t=-0.66, p= 0.508 |

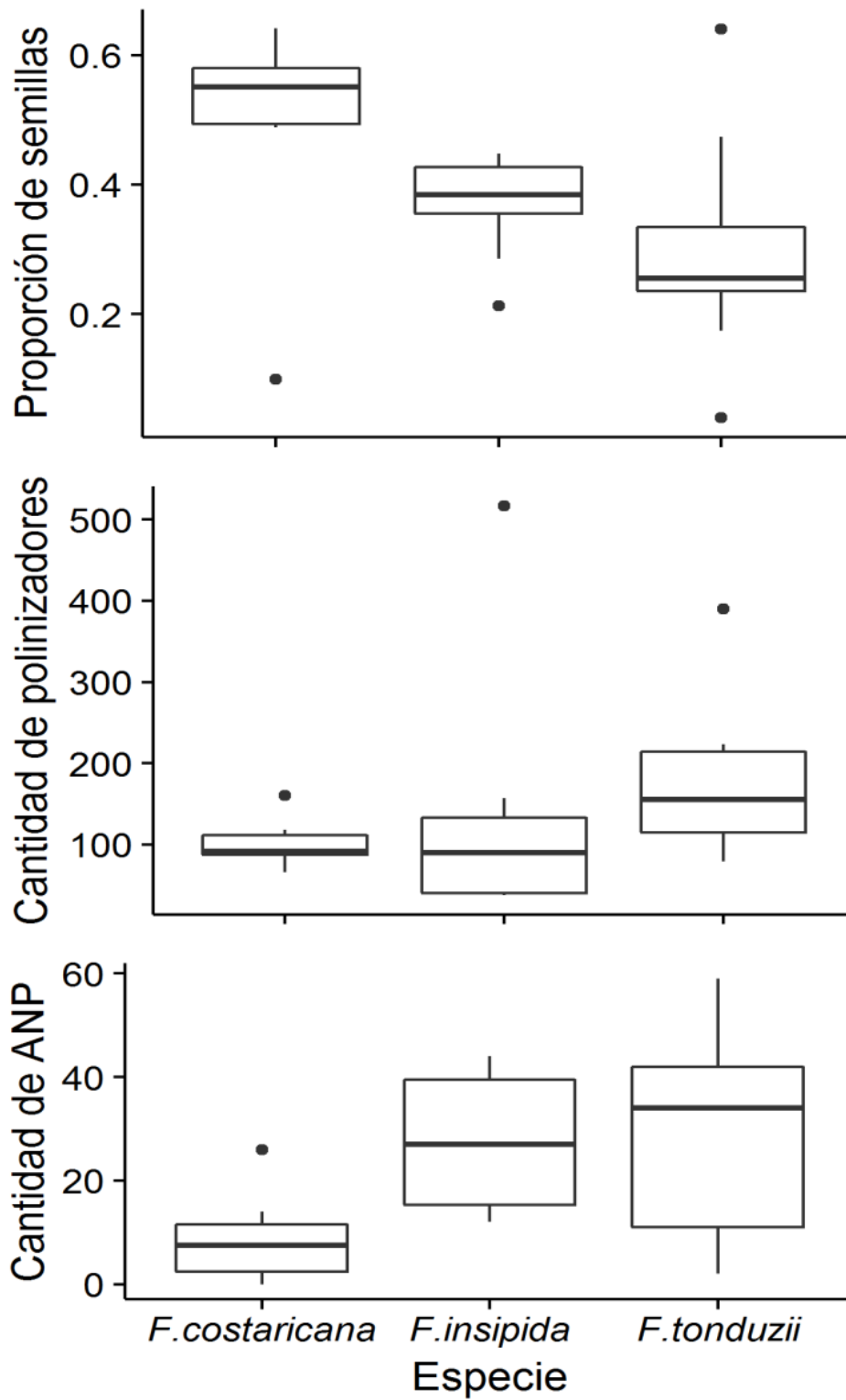


Figura 1. Distribución A.) proporción de semillas; B. avispas polinizadoras; C. avispas no polinizadoras (ANP) en los siconos de cada especie de *Ficus* estudiada.

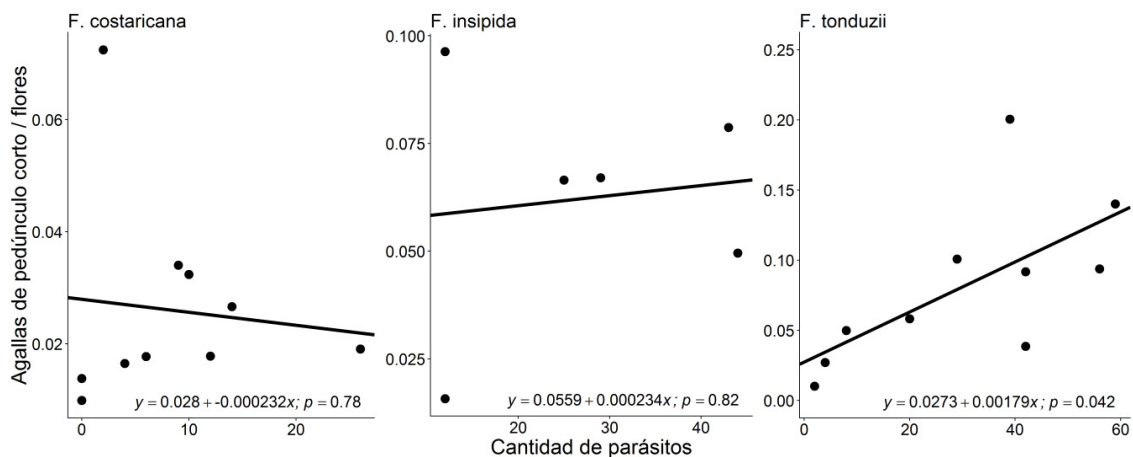


Fig. 2. Efecto de la cantidad de parásitos en la proporción de agallas de pedúnculo corto para cada especie de *Ficus* estudiada.

Cuadro 4. Parámetros del modelo binomial negativo para cada especie de *Ficus* para estimar el efecto de las avispas no polinizadoras (ANP) en el número de avispas polinizadoras que emergieron por fruto.

| | Estimado | GL | EE | Z | P |
|-----------------------|----------|----|-------|-------|-------------------|
| <i>F. costaricana</i> | | | | | |
| Intercepto | 4.54 | 9 | 0.11 | 39.65 | $p < 0.001^{***}$ |
| ANP | 0.01 | 9 | 0.01 | 0.6 | 0.542 |
| <i>F. tonduzii</i> | | | | | |
| Intercepto | 159.52 | 9 | 55.89 | 18.97 | $p < 0.001^{***}$ |
| ANP | 0.003 | 9 | 0.01 | 0.42 | 0.671 |
| <i>F. insipida</i> | | | | | |
| Intercepto | 4.25 | 5 | 0.48 | 8.89 | $p < 0.001^{***}$ |
| ANP | 0.02 | 5 | 0.01 | 1.86 | 0.063 |

Cuadro 5. Parámetros del modelo lineal generalizado para cada especie *Ficus* para estimar el efecto de las avispas no polinizadoras (ANP) en el número de semillas de cada fruto.

| | Estimado | GL | EE | Z | P |
|-----------------------|----------|----|-------|-------|--------------|
| <i>F. costaricana</i> | | | | | |
| Intercepto | 0.48 | 9 | 0.08 | 6.38 | P < 0.001*** |
| ANP | 0.003 | 9 | 0.007 | 0.44 | 0.679 |
| <i>F. tonduzii</i> | | | | | |
| Intercepto | 0.46 | 9 | 0.07 | 6.17 | P < 0.001*** |
| ANP | -0.005 | 9 | 0.002 | -2.61 | 0.031* |
| <i>F. insipida</i> | | | | | |
| Intercepto | 0.45 | 5 | 0.05 | 8.37 | 0.001** |
| ANP | -0.002 | 5 | 0.002 | -1.42 | 0.228 |

Uso de perchas artificiales para construir nidos: ¿afecta la cercanía a un parche boscoso o a un edificio, la frecuencia de nidos de aves en postes del cableado eléctrico?

Josué Corrales-Moya

Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica; josuecorrales@hotmail.com

La expansión de los asentamientos humanos ha generado cambios significativos en los ecosistemas naturales. Las consecuencias en la avifauna son variadas, entre ellas cambios en el uso de perchas naturales y artificiales para construir nidos. Algunas especies logran anidar en perchas construidas por humanos, sin embargo las características de la percha que se seleccionan son desconocidas. Mi objetivo con este trabajo es determinar si la presencia de nidos de *Pitangus sulphuratus* (Tyrannidae: Aves) en postes de electricidad, depende de la cercanía del poste a un edificio habitado por humanos o si más bien depende de la cercanía a un bosque. Recorrí 35 km de caminos de asfalto y grava. Cuantifiqué la cantidad de postes y el tipo de poste de acuerdo a la cantidad de platinas, transformadores eléctricos y luces. Además utilizando un GPS, medí la distancia entre el poste y el bosque y entre el poste y el edificio más cercano. Determiné en cuales postes había nidos terminados de la especie en estudio. La presencia de nidos fue más frecuente en postes alejados de un bosque. No encontré diferencias en cuanto a la distancia del poste a un edificio. Además, las características del poste influyen en la presencia de nidos *P. sulfuratus*.

Palabras clave: urbanización, transformador eléctrico, nidificación, perchas artificiales, pecho amarillo

La urbanización es un proceso que modifica drásticamente los ecosistemas naturales habitados por aves (Murgui & Hedblom 2017). El crecimiento acelerado de las ciudades, usualmente produce una reducción o modificación de los hábitats naturales cercanos (Biamonte *et al.* 2011). Debido al aumento del área urbanizada, algunas aves han modificado su comportamiento para tolerar los cambios antropogénicos (Caballero *et al.* 2016) o han migrado a áreas con menor alteración urbana (Cavalli *et al.* 2016). Aquellas especies que modificaron su comportamiento para tolerar los cambios antropogénicos, aprovechan los recursos producidos por la actividad humana para su supervivencia (McKinney 2002). Los nuevos recursos incluyen alimento, materiales para construir nidos y perchas donde construir nidos (Máthé y Batáry 2015).

Uno de estos nuevos recursos, es la presencia de construcciones humanas las cuales han sido utilizadas por algunas especies como el halcón peregrino (*Falco peregrinus*) para construir sus nidos (Caballero *et al.* 2016). En otras especies que habitan áreas urbanas como el yigüirro (*Turdus grayi*) y el cucarachero común (*Troglodytes aedon*), la construcción de nidos en edificios es común, sugiriendo potenciales ventajas del uso de estas estructuras como perchas, aunque más investigación es necesaria para confirmar esto (obs. pers.). La selección de la percha influye en el éxito reproductivo de las aves (Vetter *et al.* 2013), por lo que es de esperar que para especies que construyen nidos en áreas urbanas, la selección de una percha artificial para construir un nido puede influir sobre su éxito reproductivo.

En áreas con diferente nivel de perturbación antropogénica, la disponibilidad de perchas para construir un nido puede variar. Conforme aumenta el nivel de urbanización, el número de perchas naturales se reduce y el número de perchas artificiales como edificios o postes del tendido eléctrico se hace más frecuente (Evans *et al.* 2013). El uso

de estas nuevas estructuras podría reducir la depredación de los nidos (Vetter *et al.* 2013). Por ejemplo, la cercanía del nido a sitios con actividad humana podría ahuyentar a potenciales depredadores del nido, los cuales usualmente tienden a evitar la presencia de personas (Lahti 2001, Cavalli *et al.* 2016).

En algunas zonas, es común observar nidos de aves construidos en postes del tendido eléctrico. Este comportamiento se presenta tanto en postes ubicados al lado de caminos principales y secundarios, los cuales a su vez atraviesan zonas boscosas o pequeños pueblos. Sin embargo, hasta ahora existe poca evidencia de alguna preferencia sobre las características del poste seleccionado para construir un nido. Mi objetivo con este trabajo es determinar si la presencia de nidos de *Pitangus sulphuratus* (Tyrannidae: Aves) en postes, depende de la cercanía del poste a un edificio habitado por humanos o si más bien depende de la cercanía a un bosque. Si el anidar cerca de estructuras humanas provee protección contra depredadores (Greeney *et al.* 2015), espero que sea más frecuente encontrar nidos en postes que se encuentren cerca de edificios. Si la cercanía a un bosque aumenta la accesibilidad del nido a los depredadores (Vetter *et al.* 2013), espero encontrar nidos más frecuentemente en postes que se encuentren lejos de un bosque.

Materiales y métodos

Desarrollé el trabajo entre el 29 de enero y el 07 de febrero del 2017 en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica (8°41'34.34" N, 83°29'59.74" O; 100 m s.n.m.). Cuantifiqué la presencia o ausencia de nidos de *P. sulphuratus* en todos los postes que sostienen cables de electricidad o teléfono a lo largo de 35 km de caminos de lastre y asfalto.

Sitio de estudio— El área presenta un gradiente de desarrollo urbano desde sitios donde se encuentran pequeños pueblos con una variedad de construcciones (ej. casas, supermercados y establecimientos comerciales) hasta sitios donde la cantidad de construcciones es menor, encontrando un edificio (usualmente una casa) separada de la otra por al menos 1 km. Los sitios donde la cantidad de construcciones es mayor, presentan caminos de asfalto, mientras los sitios donde la cantidad de construcciones es menor, presentan caminos de grava. Además, algunas secciones de los caminos, limitan con parches boscosos naturales o plantaciones maduras de palma aceitera (*Elaeis guineensis* o *E. oleifera*) o teca (*Tectona grandis*). Otras secciones de caminos se encuentran separadas de parches boscosos o plantaciones por distancias de al menos 1 km entre el bosque y el camino, con áreas abiertas o construcciones en el espacio intermedio.

Especie en estudio— *Pitangus sulphuratus* es una especie común en áreas urbanas y suburbanas desde el norte de México hasta Argentina (Stiles & Skutch 2007). Se alimenta de invertebrados o pequeños vertebrados, los cuales depreda en el aire, follaje o sobre el suelo (Munin *et al.* 2012). Construye nidos techados, voluminosos, con entrada lateral, usualmente construidos sobre un soporte horizontal natural o estructuras hechas por humanos (Stiles & Skutch 2007). En la zona, anida habitualmente en perchas elevadas como postes del tendido eléctrico al lado de caminos.

Conteo de nidos en los postes— Por medio de recorridos a pie, cuantifiqué la presencia o ausencia de nidos de *P. sulphuratus* en los postes presentes al lado de los caminos. Catalogué los postes de acuerdo al tipo y cantidad de estructuras que presentaban. Para catalogar los postes, tomé en cuenta la presencia o ausencia de las siguientes estructuras: cables eléctricos, cables telefónicos, transformadores, luz artificial y platinas de metal.

Medí la distancia entre cada poste y el edificio más cercano georeferenciando ambas estructuras. Catalogué como edificio cualquier construcción humana donde logré comprobar actividad humana (ej. casas o establos). Utilicé R 3.3.1 y las librerías *mapproj*, *sp* y *sp* para obtener la distancia en metros entre cada poste y el edificio más cercano. Además, medí la distancia entre cada poste y el parche boscoso más cercano utilizando el método anterior. Catalogué como parche boscoso, cualquier parche natural o plantación madura de palma aceitera o árboles maderables. Definí como plantación madura aquella en donde se encontró desarrollado un sotobosque y los árboles midieran más de 5 m de altura en promedio. Para medir la distancia mínima entre cada poste y un parche boscoso, realicé capas en el mapa del sitio de estudio utilizando Google Earth Pro 7.1.7.2606 ©. Para dibujar las capas, tracé una ruta que bordeara la cobertura boscosa alrededor de los postes identificados, utilizando la herramienta “Ruta” en Google Earth Pro.

Análisis estadístico— Para determinar si la presencia de un nido en un poste depende de la cercanía del poste a un edificio o a un parche boscoso, apliqué una regresión logística. Utilicé como variable respuesta la presencia o ausencia de un nido en un poste y como variables predictoras la distancia mínima entre el poste y un parche boscoso (m) y la distancia mínima entre el poste y un edificio (m). Clasifiqué el tipo de poste de acuerdo al número y tipo de estructuras presentes (ej. platinas, lámparas y transformadores). Para los tipos de postes en los cuales encontré menos de cinco postes, hice una categoría de postes poco frecuentes. Además, apliqué una prueba de chi cuadrado de independencia para determinar si la presencia de un nido depende el tipo de poste. Realicé los análisis estadísticos utilizando el programa JMP (versión 7.0; SAS Institute, Cary, NC, EE UU).

Resultados

En los 35 km de caminos recorridos encontré 636 postes de 19 tipos, y 43 nidos de *P. sulphuratus*. No encontré un poste con más de un nido de la especie en estudio. Encontré que la presencia de un nido en un poste se encuentre relacionada con la distancia del poste al bosque (Modelo de regresión: $\chi^2 = 6.22$, $gl = 2$, $p = 0.04$, Parámetro: $\chi^2 = 5.88$, $gl = 2$, $p = 0.01$) y no del poste a un edificio ($\chi^2 = 0.4$, $gl = 2$, $p = 0.52$). En sitios alejados de un bosque, es más probable encontrar un nido de la especie en estudio en un poste (Figura 1). Además, la presencia de un nido en un poste depende del tipo de poste (Cuadro 1. $\chi^2 = 128.70$, $gl = 18$, $p < 0.0001$), siendo más abundantes en postes donde habían transformadores de electricidad (Figura 2).

Discusión

La selección del sitio de percha para construir un nido puede estar influenciada por la percepción del riesgo de depredación de los padres (Fisher y Wiebe 2006). Aquellos sitios donde se perciba más seguridad ante potenciales depredadores, probablemente serán más utilizados por los individuos, que sitios con percepción alta de depredación (Eggers et al. 2006). Dadas las condiciones de mi investigación, ofrezco evidencia que apoya que la especie en estudio percibe diferencias en cuanto al riesgo de depredación en sitios alejados o cercanos a bosques. La cercanía al bosque probablemente ofrece protección a aquellos depredadores que frecuentan poco zonas abiertas, ya que les permite llegar a las presas sin ser detectados (Cox et al. 2012). Por el riesgo mayor de depredación, postes cercanos a un bosque resultan menos utilizados para construir nidos en comparación a aquellos ubicados lejos de un parche boscoso.

Algunas especies depredadoras de nidos presentan un comportamiento sigiloso y evasivo, el cual les permite alcanzar los huevos o pichones sin ser detectados (Cox *et al.* 2012). Debido a la inusual exposición de nidos construidos en postes de electricidad, es posible también que el construir un nido en este tipo de percha provea un sitio dónde es más fácil detectar un depredador, facilitando la defensa de los padres a la estructura. Además, el poste de electricidad provee un sitio elevado en promedio a unos 8m del suelo. Esta situación podría dificultar el acceso para depredadores no voladores, volviendo el nido potencialmente inaccesible o bien, dificultando mucho el acceso, lo que podría ofrecer protección adicional a los huevos o pichones.

Las características termoregulatorias de un nido influyen directamente en el desarrollo de los huevos y pichones dentro de la estructura (Deeming y Reynolds 2015), por lo que aquellas estructuras que limiten la pérdida excesiva de calor probablemente serán beneficiadas. Según mis resultados, la especie en estudio selecciona sitios que ofrecen una barrera física adicional al poste de luz (como un transformador de electricidad). Esto provee al nido dos estructuras de protección, el poste y el transformador de electricidad. Las barreras estructurales podrían estar guardando calor en el nido, por lo que es posible que la estructura disminuya la velocidad con que pierda calor, propiciando más tiempo de forrajeo o vigilancia para los padres. Aunque en esta investigación no probé que las condiciones caloríficas del nido varíen según el tipo de percha donde se construya la estructura, es posible que las barreras antropogénicas varíen el flujo de aire en la periferia de la estructura y esto a su vez, las características termoregulatorias del nido.

Según mi investigación, se puede concluir que la frecuencia de construcción de nidos de la especie en estudio en postes de luz, varía con respecto a la cercanía a un bosque pero no varía con la cercanía a una construcción humana. La lejanía a un bosque produce que se encuentren más frecuentemente nidos en los postes al lado del camino. Además, las características propias del poste de electricidad podrían estar ofreciendo ventajas que beneficien a los constructores. Para futuras investigaciones, es necesario analizar las características caloríficas de un poste de luz en comparación con una estructura natural. Además, se debe analizar el efecto de la producción de calor de un transformador de electricidad, el cual podría estar modificando la tasa de desarrollo de huevos o pichones.

Agradecimientos

Deseo agradecer a Luis Sandoval y a Gilbert Barrantes por sus comentarios y sugerencias durante el desarrollo del proyecto. Además a Eduardo Chacón por su apoyo en el análisis de los datos. Por último, deseo agradecer a mis compañeros del curso Biología de Campo por su apoyo y motivación durante el desarrollo del proyecto.

Bibliografía

- Biamonte, E., L. Sandoval, E. Chacón & G. Barrantes. 2011. Effect of urbanization on the avifauna in a tropical metropolitan area. *Landscape Ecology* 26: 183-194.
- Caballero, I. C., J. M. Bates, M. Hennen & M. V. Ashley. 2016. Sex in the city: breeding behavior of urban peregrine falcons in the midwestern US. *PlosOne* 11: 1-16.
- Cavalli, M., A. V. Baladrón, J. P. Isacch, L. M. Biondi & M. S. Bó. 2016. Differential risk perception of rural and urban burrowing owls exposed to humans and dogs. *Behavioral Processes* 124: 60-65.

- Cox, W. A., F. R. Thompson III & J. Faaborg. 2012. Landscape forest cover and edge effects on songbird nest predation vary by nest predator. *Landscape Ecology* 27: 659-669.
- Deeming, D. C. & S. J. Reynolds (eds). 2015. Nest, eggs and incubation. Oxford University Press, United Kingdom.
- Eggers, S., M. Griesser, M. Nystrand & J. Ekman. 2006. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay. *Proceeding of The Royal Society* 273: 701-706.
- Evans, K. L., D. E. Chamberlain, B. J. Hatchwell, R. D. Gregory & K. J. Gaston. 2011. What makes an urban bird? *Global Change Biology* 17: 32-44.
- Fisher, R. & K. L. Wiebe. 2006. Breeding dispersal of northern flickers *Colaptes auratus* in relation to natural nest predation and experimentally increased perception of predation risk. *Ibis* 148: 772-781.
- Greeney, H. F., M. Rocio Meneses, C. E. Hamilton, E. Lichter-Marck, R. W. Mannan, N. Snyder, H. Snyder, S. M. Wethington & L. A. Dyer. 2015. Trait-mediated trophic cascade creates enemy-free space for nesting hummingbirds. *Science Advances* 1: 1-5.
- Kuranov, B. D. 2009. Nest biology of urban populations of cavity-nesting birds. *Contemporary Problems of Ecology* 2: 240-247.
- Lahti, D. C. 2001. The "edge effect on nest predation" hypothesis after twenty years. *Biological Conservation* 99: 365-374.
- Máthé, O. & P. Batáry. 2015. Insectivorous and open-cup nester bird species suffer the most from urbanization. *Bird Study* 62: 78-86.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience* 52: 883-890.
- Munin, R. L., E. Fischer & J. M. Longo. 2012. Foraging of great kiskadees (*Pitangus sulphuratus*) and food items offered to nestlings in the Pantanal. *Brazilian Journal of Biology* 72: 459-462.
- Murgui, E. & M. Hedblom (eds). 2017. Ecology and conservation of birds in urban environments. Springer, Gewerbestrasse, Suiza.
- Stiles, G. & A. F. Skutch. 2007. Guía de aves de Costa Rica, cuarta edición. Editorial INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Vetter, D., G. Rucker & I. Storch. 2013. A meta-analysis of tropical forest edge effects on bird nest predation risk: edge effects in avian nest predation. *Biological Conservation* 159: 382-395.
- Wang, Y., S. Chen, R. B. Blair, P. Jiang & P. Ding. 2009. Nest composition adjustments by chinese bulbuls *Pycnonotus sinensis* in an urbanized landscape of Hangzhou (E China). *Acta Ornithologica* 44: 185-192.

Cuadros y Figuras

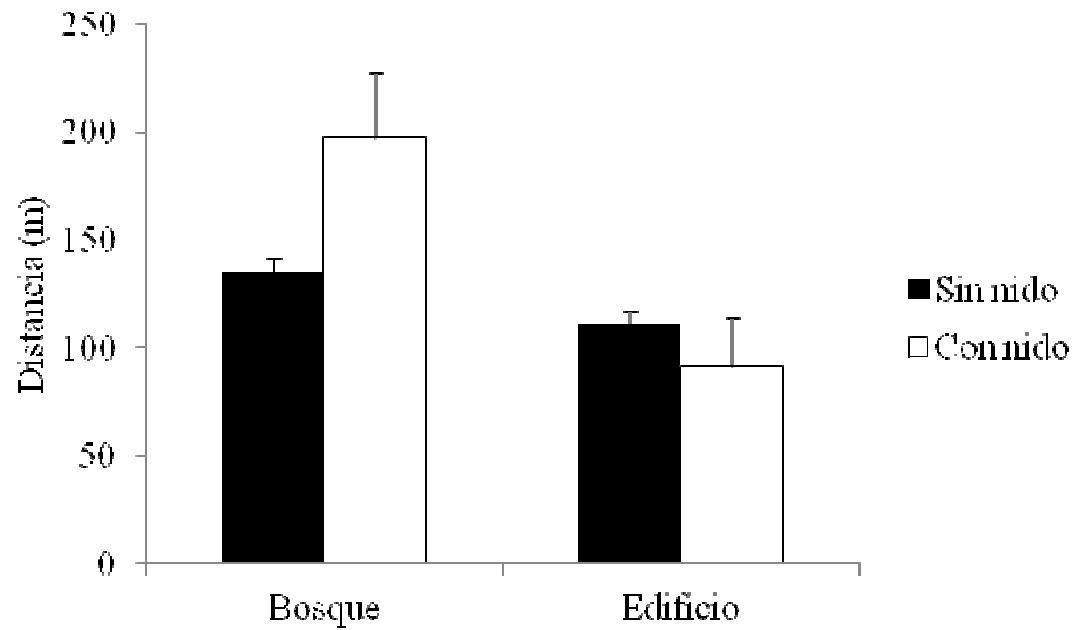


Figura 1. Promedio (y error estándar) de la distancia de los postes con y sin nido a un parche boscoso (Bosque) y a una construcción humana (Edificio).

Cuadro 1. Tipo de poste, número de postes encontrados sin nidos (Ausencia) y número de postes encontrados con nidos (Presencia) de *P. sulphuratus*.

| Tipo de poste | Ausencia | Presencia |
|---------------|----------|-----------|
| 1 | 7 | 11 |
| 3 | 186 | 0 |
| 6 | 17 | 0 |
| 7 | 5 | 0 |
| 8 | 14 | 1 |
| 9 | 45 | 0 |
| 11 | 5 | 0 |
| 12 | 10 | 0 |
| 19 | 101 | 2 |
| 25 | 0 | 1 |
| 30 | 38 | 2 |
| 33 | 9 | 2 |
| 35 | 10 | 0 |
| 38 | 9 | 0 |
| 40 | 48 | 2 |
| 43 | 8 | 1 |
| 51 | 6 | 4 |
| 53 | 9 | 0 |
| Postes raros | 38 | 17 |

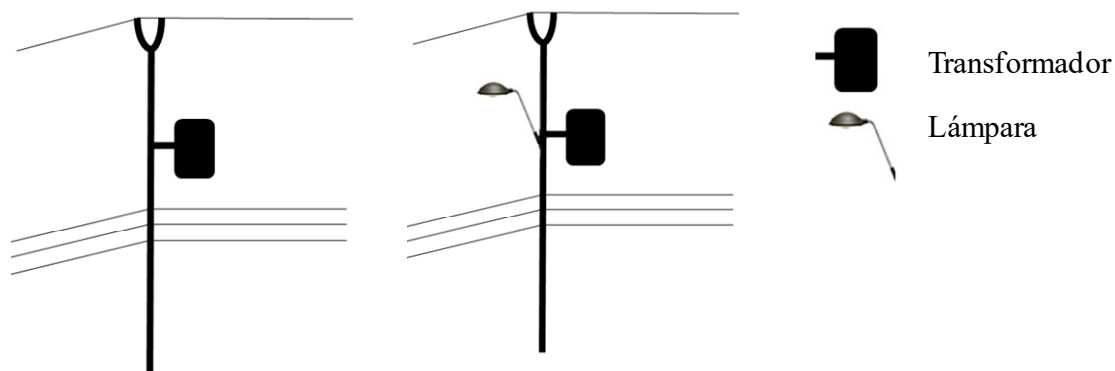


Figura 2. Esquema de los tipos de poste de electricidad donde encontré más frecuentemente nidos de *P. sulphuratus*.

Interacción entre ninfas de *Anacroneuria* (Plecoptera: Perlidae) con otros macroinvertebrados en la hojarasca de ambientes acuáticos

Andrés Duarte-Conrad

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; anduco91@gmail.com

Los plecópteros del género *Anacroneuria* pueden presentar diferentes tipos de alimentación según su estadio, variando de detritívoro hasta depredadores. Se encuentran frecuentemente en la hojarasca de los ríos y se alimentan frecuentemente de efemerópteros y dípteros. El objetivo de este estudio es determinar si la presencia de diferentes tamaños de plecópteros influye en la abundancia de las familias de presas más típicas. Se obtuvo como resultado que los plecópteros podrían no estar afectando directamente la abundancia de Baetidae, pero sí para la familia Leptophlebiidae de manera positiva. Las familias Chironomidae y Simuliidae sí se ven reducidas en abundancia, probablemente por depredación de los plecópteros. No se obtienen indicios de que los plecópteros puedan afectar la abundancia de la familia Leptohyphidae. Los resultados se pueden deber a la abundancia y tamaño de las presas, puesto que los plecópteros tienen una capacidad límite de presas que pueden ingerir y también su comportamiento de depredación varía con el tamaño de la presa.

Palabras clave: Ephemeroptera; Diptera; presas; abundancias; tamaño.

En Costa Rica el orden Plecoptera está representado únicamente por la familia Perlidae, presentando al género *Anacroneuria* con 25 especies y un único registro del género *Perlesta* (Gutiérrez-Fonseca & Springer 2011). Estos insectos presentan un estado inmaduro acuático que habita típicamente en ambientes con corriente rápida y con alto contenido de oxígeno (Tamaris *et al.* 2007). Se encuentran en muchos microhábitats, siendo la hojarasca uno de los más utilizados en la época seca por su gran cantidad de alimento y estabilidad (Tamaris *et al.* 2007), mientras que en la época lluviosa las hojas pueden ser arrastradas fácilmente por un gran caudal haciendo el ambiente más inestable (Leroy & Marks 2006).

Según Cummins y Klug (1979), en este microhábitat se pueden encontrar hasta cinco grupos funcionales de organismos según sus hábitos de alimentación, los cuales son los trituradores de hojas, recolectores de detrito, raspadores de material superficial, perforadores de macrófitos y los depredadores. Debido a que algunos de estos dependen directamente de la hojarasca para alimentarse, el estado de descomposición de las hojas tiene un papel importante en la presencia de diferentes grupos de macroinvertebrados, puesto que esto provoca una variación en la calidad del recurso en términos alimenticios (Kreutzweiser *et al.* 2008).

El género *Anacroneuria* tiene la característica de que cada estadio inmaduro puede presentar diferentes tipos de alimentación, lo cual varía según la especie y la abundancia de recursos (Gamboa *et al.* 2009b), por lo que puede representar varios de estos grupos funcionales a lo largo de su desarrollo. Los primeros estadios suelen presentar alimentación detritívora y los últimos pasan a ser depredadores, variando el tipo de presas según su tamaño (Tomanova & Tedesco 2006). Frecuentemente se mencionan presas del orden Ephemeroptera y de las familias Simuliidae y Chironomidae (Diptera) (Tamaris *et al.* 2007) las cuales persiguen de manera activa (Gamboa *et al.* 2009b), por lo cual podrían ahuyentarlas de sus alrededores (Walde & Davies 1984). Este tipo de interacciones se han estudiado frecuentemente con el contenido estomacal de los plecópteros (Tamaris *et*

al. 2007, Gamboa et al. 2009b); sin embargo, poco se sabe sobre el efecto que puedan tener los diferentes estadios en la composición de especies de un microhábitat. Además, se ha estudiado la influencia que tienen los plecópteros depredadores en la talla de ciertas especies de Ephemeroptera (*Peckarsky et al. 2001*), pero no se ha tomado en cuenta la diferenciación en la alimentación de los estadios de los plecópteros para este tipo de análisis.

El objetivo de este estudio es determinar si hay una diferencia en la composición de especies de ninfas de Ephemeroptera y larvas de Diptera en el microhábitat de la hojarasca dependiendo de la presencia de diferentes tamaños de plecópteros, características morfológicas de la hoja y otros factores ambientales. También se quiere demostrar si los diferentes tamaños de plecópteros influyen en el tamaño de los grupos de presas que convivan con ellos. Se espera que la cantidad de individuos de los grupos que se registran como presas típicas de ellos se reduzca.

Materiales y métodos

El muestreo se realizó del 31 de enero al 5 de febrero del año 2017 en la Quebrada Aguabuena, la cual es un afluente del Río Rincón (N08°41'52.5" W83°30'54.1") ubicado en la Península de Osa, Costa Rica. Se realizaron 3 transectos distanciados 30 m entre ellos siguiendo el afluente del río. En cada transecto se colocaron 6 cuadrículas de 0.5 x 0.5 m cada 3 m, alternando su posición entre el centro y el borde del río. Las cuadrículas colocadas en el borde del río se distanciaron 20 cm del extremo lateral del río, para evitar zonas con muy poca profundidad donde no fuera usual la presencia de hojas lo suficientemente sumergidas.

En cada una de las cuadrículas se tomó la temperatura con un termómetro y la profundidad colocando una regla en el centro de esta. Se determinó la cobertura del dosel tomando una fotografía hacia el cielo con una cámara con lente de ojo de pez, para posteriormente determinar el porcentaje de cobertura para cada cuadrícula utilizando el programa ImageJ. La velocidad de la corriente se midió colocando un objeto flotante en el agua y tomando el tiempo que requería para desplazarse una distancia determinada dentro de la cuadrícula.

En cada cuadrícula se recolectaron todas las hojas presentes y se clasificaron de la manera siguiente: Categoría 1: Más del 75% de la hoja contiene una coloración verde o amarilla, propia de las hojas que recientemente han caído del árbol respectivo. Categoría 2: Hoja seca con coloración café en por lo menos el 75% de su superficie. Puede presentar un máximo de daño de 10%. Tiene una consistencia firme relativamente difícil de romper. Categoría 3: Hoja completamente seca con gran cantidad de grietas o daño entre el 10-49% de su superficie. Presenta una contextura frágil, donde se puede provocar un daño con relativa facilidad. Categoría 4: Hoja seca que presenta daño en más del 50% y/o se desintegra fácilmente sin aplicar fuerza significativa. Categoría 5: Hoja seca con más del 50% del mesófilo destruido, provocando que en las zonas afectadas sólo se observe la venación de la hoja o que se vea transparente a contra luz.

A cada una de las hojas se le determinó el área por medio de fotografías que posteriormente fueron analizadas en el programa ImageJ. Se revisó si presentaban ninfas de plecópteros en cualquier estadio de desarrollo y se recolectaron. En las hojas en las que hubo presencia de plecópteros también se recolectaron todos los individuos de las familias Baetidae, Leptophlebiidae, Leptohyphidae, Chironomidae y Simuliidae, las cuales fueron seleccionadas como las potenciales presas. En un total de cuatro cuadrículas se recolectaron todos los individuos de plecópteros y las familias de presas presentes en

todas las hojas sin importar la presencia o no de plec6pteros. A cada individuo se le midi6 la longitud del cuerpo desde el extremo anterior del labro hasta el 6ltimo segmento abdominal utilizando el programa ImageJ por medio de fotografías. Los plec6pteros no se pueden separar de una manera morfom6trica tan sencilla como se realiza en otros grupos (Gamboa *et al.* 2007), por lo que fueron separados en tres grupos seg6n su tama6o. Los plec6pteros peque6os son los individuos con tama6os entre 0.7 y 3.08 mm, los medianos son los individuos de 3.08 a 6.16 mm y los grandes van de 6.16 mm en adelante.

Se analiz6 el contenido de todo el tracto digestivo de 20 plec6pteros para determinar en qu6 tama6os podrían no estar alimentándose de otros animales. Los individuos seleccionados abarcaron una representaci6n de todos los tama6os obtenidos hasta un m6nimo de 2 mm de largo debido a complicaciones para diseccionar individuos m6s peque6os.

Con una U de Mann Whitney se demostr6 si la cantidad de organismos de cada familia de presas difiere en las hojas donde hubo presencia de plec6pteros y en las que no. Para determinar qu6 factor influye m6s en la presencia de las diferentes familias de presas se realiz6 un an6lisis de correspondencia can6nico con las variables ambientales y los tres grupos de plec6pteros como variables explicativas. La temperatura no se utiliz6 en este an6lisis puesto que el muestreo se realiz6 en muchas horas del día y no permite poder realizar las comparaciones pertinentes; por lo tanto, para esta variable y para la profundidad del río s6lo se presentará el promedio con su desviaci6n est6ndar. Para determinar si la abundancia de las diferentes familias de presas difiere se utiliz6 un chi cuadrado de bondad y ajuste, y para observar si hay diferencias en los tama6os de estas se utiliz6 la prueba Kruskal-Wallis. Con un modelo de regresión Poisson inflado con ceros se determin6 si cada grupo de plec6pteros afecta la abundancia de individuos de las familias de presas.

Resultados

De las 18 cuadrículas realizadas, 6nicamente en 11 se encontraron hojas, donde se obtuvo un promedio de 32.61 ± 22.74 hojas por cuadrícula, una temperatura de 26.39 ± 0.80 °C y una profundidad de 10.47 ± 4.80 cm. En total se revisaron 430 hojas, en las cuales se encontraron 124 plec6pteros. Entre estos se encontraron 82 plec6pteros peque6os, 20 medianos y 22 grandes. Por su parte, entre las presas se encontraron 224 individuos de Baetidae, 151 de Leptohyphidae, 82 de Leptophlebiidae, 198 de Chironomidae y 153 de Simuliidae, habiendo diferencias significativas en sus abundancias ($\chi^2=72.65$, g.l.=4, $p<0.001$). Los tama6os de las presas tambi6n son diferentes entre familias ($H=132$, $p<0.001$, Fig. 1), siendo Leptophlebiidae el que presenta los organismos m6s grandes y Chironomidae los m6s peque6os.

Con el an6lisis de contenido estomacal de los plec6pteros no se pudo determinar si hubo individuos que no actuaran como depredadores, puesto que en el individuo m6s peque6o examinado se encontr6 un total de 5 quiron6midos. Por esta raz6n, para t6rminos de este estudio todos los plec6pteros son considerados potenciales depredadores. De los 20 plec6pteros analizados, 4 presentaron el est6mago completamente vacío o con poco detrito. Se logr6 identificar como m6nimo 20 individuos de la familia Chironomidae distribuidos en los 3 tama6os de plec6pteros. Tambi6n se encontr6 en todos los tama6os de plec6pteros muchos fragmentos de lo que pareciera ser partes de efemer6pteros, como por ejemplo los segmentos de las patas. En un plec6ptero con una longitud de 3.72 mm se observ6 la mayor cantidad de presas reconocibles, con un total de 3 quiron6midos y un m6nimo de 3 efemer6pteros.

Se recolectaron los macroinvertebrados de un total de 134 hojas, de las cuales 68 presentaron plec6pteros y 66 no. El n6mero de individuos de las familias Baetidae, Chironomidae y Simuliidae fue menor en hojas con presencia de plec6pteros ($U=1609$, $p=0.002$; $U=1809$, $p=0.030$; $U=1530.5$, $p<0.001$; Fig. 2). La cantidad de individuos de la familia Leptohyphidae no present6 diferencias entre hojas con plec6pteros y sin plec6pteros ($U=2011$, $p=0.258$; Fig. 2), mientras que la familia Leptophlebiidae mas bien obtuvo mayor cantidad de individuos en las hojas con presencia de plec6pteros ($U=1799.5$, $p=0.013$; Fig. 2).

En el an6lisis de correspondencia can6nico (Fig. 3), el componente principal 1 explic6 el 59.61% de la variaci6n de los datos y el componente 2 un 25.15%, de manera que entre ambos explicaron el 84.76%. En el componente 1 el factor m6s importante fue el n6mero de plec6pteros (Cuadro 1), seguido por la categor6a de la hoja. Por otra parte, en el componente 2 los principales factores son la cobertura del dosel y la velocidad de la corriente. El 6rea de la hoja no parece tener un efecto fuerte en ninguno de los componentes.

La familia Baetidae fue la 6nica en la que el componente principal 2 explic6 mayor cantidad de variaci6n (Cuadro 2), de manera que los factores m6s importantes para esta familia son la cobertura del dosel y la velocidad de corriente, los cuales incidieron negativamente. Posteriormente habr6a un efecto negativo por parte de los plec6pteros en la presencia de estos. Para la familia Leptophlebiidae el n6mero de plec6pteros si es un factor muy fuerte que incide en su abundancia, no tanto as6 para la familia Leptohyphidae, en la cual se observa menos efecto por parte de ambos componentes ambos componenetes (Cuadro 2). Por su parte, la familia Chironomidae se ve afectada de manera similar en el componente 1 y el 2, por lo que parece ser que tanto la presencia de plec6pteros, la categor6a de hoja, la cobertura del dosel y la velocidad de corriente pueden tener un efecto importante en la abundancia de estos. La familia Simuliidae es fuertemente afectada de manera negativa por la presencia de plec6pteros comparado con las otras variables ambientales, debido a que para esta familia el componente 1 explica gran cantidad de su variaci6n. Posteriormente se observa un efecto negativo de la categor6a de la hoja, indicando que se presentan mayormente en hojas de las primeras categor6as, y luego se presenta la velocidad de corriente y cobertura del dosel.

Seg6n la regresi6n entre los tama6os de plec6pteros y la abundancia de organismos de las familias de presas, la cantidad de organismos de la familia Baetidae incrementa con la cantidad de plec6pteros grandes (Cuadro 3). Por su parte, la familia Leptophlebiidae es m6s bien influenciada de manera positiva por plec6pteros grandes, y en tanto a los de la familia Leptohyphidae, no se ven afectados por ning6n tama6o de plec6ptero. Los organismos de la familia Chironomidae son afecados por plec6pteros peque6os al igual que la familia Simuliidae.

Discusi6n

Seg6n Siegfried y Knight (1976), los plec6pteros al ser oportunistas, ingieren en mayor cantidad aquellas presas que presenten mayor abundancia. Si los plec6pteros no son selectivos con respecto al tipo de presa (Tamaris *et al.* 2007), la familia Baetidae deber6a de ser una familia que es altamente consumida. A pesar de que haya una menor cantidad de organismos de la familia Baetidae en hojas con plec6pteros (Fig. 2) no indica que sea por causa de la depredaci6n que se reduzca su abundancia. Los plec6pteros han sido asociados frecuentemente a las corrientes r6pidas (Tamaris *et al.* 2007), y el an6lisis de correspondencia can6nico (Fig. 3) indica que la familia Baetidae se relaciona de manera negativa con la velocidad de la corriente, por lo que la probabilidad de encuentro de

ambas familias se puede reducir únicamente por factores ambientales que cada una prefiera.

Por otro lado, el tamaño relativamente pequeño de la familia Baetidae (Fig. 1) debería de permitir que los plecópteros los atrapen y los ingieran con mayor facilidad (Peckarsky *et al.* 2001). Sin embargo, hay un límite de alimento que un depredador puede ingerir hasta saciarse (Walde & Davies 1984), por lo que Baetidae puede ser una familia tan abundante que la tasa de depredación de los plecópteros no cambie drásticamente su cantidad en las hojas, puesto que sólo podrían alimentarse de una pequeña fracción de lo que hay (Allan 1982).

Por otro lado, los plecópteros grandes si afectan de manera positiva a la abundancia de la familia Baetidae. Se puede aducir que al haber tantos individuos de Baetidae contra un solo plecóptero, difícilmente éste vaya a atacar a todos por igual, especialmente si ya ha comido lo suficiente (Walde & Davies 1984), por lo que al coincidir la alta abundancia de la presa con la presencia de plecópteros permitiría que se puedan mantener los efemerópteros en el sitio.

En la familia Leptophlebiidae no hay evidencia suficiente para determinar que es afectada negativamente por la presencia de plecópteros. Al contrario, su abundancia parece aumentar en presencia de estos (Cuadro 3). Cabe destacar que esta familia presenta los individuos de mayor tamaño entre las presas. Incluso, el individuo de mayor tamaño encontrado de esta familia es considerablemente más grande en comparación a los de otros grupos. Según Gamboa *et al.* (2009b) existe un intervalo limitado de tamaños de presas que un individuo de *Anacroneturia* ingiere. Al ser las presas más grandes pueden ser mejores competidores y menos vulnerables a la depredación (Van Buskirk & Yurewicz 1998), por lo que serán seleccionados como presa en menor cantidad de veces si hay potenciales presas de otras familias. Si los plecópteros son incapaces de ingerirlos por razón de tamaño, podría ocurrir que los individuos de la familia Leptophlebiidae más bien se vean beneficiados en las hojas con plecópteros, puesto que se ha sugerido que la presencia de individuos de esta familia está limitada por factores que afectan su recurso alimenticio (Bello & Cabrera 2001). Los plecópteros podrían afectar de manera positiva el recurso al alimentarse preferiblemente de otras familias del mismo grupo funcional que la familia Leptophlebiidae, de manera que reducirían la competencia.

Por su parte, no se tiene evidencia suficiente para determinar que los plecópteros afectan de alguna manera la abundancia de los organismos de la familia Leptohyphidae. Según los resultados, ningún tamaño de plecóptero afectó de manera negativa la abundancia de alguna familia de efemerópteros. El grupo de plecópteros pequeños presenta un número considerablemente mayor al de los medianos y grandes, sin embargo, en otros estudios se ha determinado que los estadios más pequeños suelen alimentarse más de dípteros (Gamboa *et al.* 2009a). Por esta razón es muy probable que este tamaño de plecópteros no afecten mucho la abundancia de efemerópteros. El hecho de que para la familia Leptohyphidae no haya evidencia suficiente para determinar que se vean afectados por la presencia de plecópteros medianos o grandes probablemente se deba a la combinación de factores de poca muestra de plecópteros de estos tamaños y a que la familia Leptohyphidae es relativamente poco abundante comparado a Baetidae. Es posible que el efecto que los plecópteros sobre esta familia de presas no sea tan pronunciado, y que para poder detectarlo se requiera un esfuerzo de muestreo mayor.

A pesar de que se ha documentado frecuentemente que las corrientes rápidas son de gran importancia para los organismos de la familia Simuliidae (Malmqvist *et al.* 1999), e incluso se ha considerado como la única condición realmente distintiva para conseguir el oxígeno suficiente y que se puedan asentar (Hudson *et al.* 1990), se puede observar que

este grupo es fuertemente influenciado por la presencia de plec6pteros (Fig. 3), espec6ficamente los de tama1o peque1o (Cuadro 3). Esto probablemente se deba a que los sim6lidos se adhieren al sustrato por medio del disco en el lado posterior y tambi6n por la seda que excretan del labio (Coscar6n & Coscar6n-Arias 2007). Debido a esta adaptaci6n, son un grupo muy sedentario, lo cual los hace m6s susceptibles a ser consumidos en mayor cantidad, puesto que son m6s f6ciles de capturar (Gamboa *et al.* 2009a). Probablemente por esta raz6n, y a que la mayor6a de los individuos de esta familia no exceden el tama1o m6ximo de los plec6pteros peque1os es que su abundancia es afectada negativamente por plec6pteros. El hecho de que no se hayan logrado observar en el contenido estomacal de los plec6pteros podr6a deberse a que se tom6 en cuenta el contenido de todo el tracto digestivo, incluyendo lo que se encuentra despu6s del proventr6culo, el cual es un 6rgano triturador (Terra & Ferreira 1994) que podr6a impedir en muchas ocasiones la correcta identificaci6n y contabilizaci6n de las presas.

A diferencia de la familia Simuliidae, la familia Chironomidae no presenta las adaptaciones necesarias para fijarse al sustrato, y puede ser arrastrada por la corriente f6cilmente (Oliver 1971). Son encontrados frecuentemente en la deriva, y se le adjudica a que pierden el agarre al sustrato o que requieren huir de un depredador (Oliver 1971). Por esta raz6n es probable que su abundancia tenga una relaci6n negativa importante con respecto a la velocidad de la corriente. Esta familia presenta la menor mediana de tama1o (Fig. 1), por lo que podr6a asumirse que son una buena presa para los plec6pteros peque1os. De hecho, esta familia se logr6 observar con frecuencia en el contenido estomacal de los plec6pteros de todos los tama1os. Debido a que son tan peque1os, probablemente son preferidos por los plec6pteros de menor tama1o en mayor proporci6n (Allan *et al.* 1987). Muchos autores han descrito que los primeros estadios de Plecoptera depredadores se alimentan principalmente de Chironomidae (Gamboa *et al.* 2009a) y adem6s se ha observado que el 6xito de captura por parte de un plec6ptero es mayor con los d6pteros que con los efemer6pteros (Allan & Flecker 1988), por lo que no es de extra1ar que afecten significativamente su abundancia.

Como conclusi6n, los plec6pteros pueden tener un efecto considerable sobre la abundancia de las diferentes familias de presas dependiendo de varios factores. Probablemente influya la abundancia de las familias de presas, puesto que los plec6pteros tienen un l6mite de presas que pueden ingerir. Por esto, al presentar una alta abundancia, los plec6pteros podr6an estar consumiendo solo una peque1a fracci6n de los individuos, haciendo el efecto poco significativo. El tama1o de la presa tambi6n podr6a influir, puesto que los plec6pteros buscan presas que se ajusten con lo que es m6s factible atrapar e ingerir, de manera que tender6an a atrapar presas de otras familias con individuos m6s peque1os. Por 6ltimo, el tipo de adaptaciones por parte de las presas para vivir en este microh6bitat podr6a afectar su capacidad de escape, por lo que familias con h6bitos m6s sedentarios podr6an verse reducidas.

Bibliograf6a

- Allan, J. D. 1982. The effects of reduction in trout density on the invertebrate community of a mountain stream. *Ecology* 63: 1444-1455.
- Allan, J. D. & Flecker, A. S. 1988. Prey preference in stoneflies: a comparative analysis of prey vulnerability. *Oecologia* 76: 496-503.
- Allan, J. D., Flecker, A. S. & McClintock, N. L. 1987. Prey size selection by carnivorous stoneflies. *Limnology and Oceanography* 31: 864-872.

- Bello, C. L. & Cabrera, M. I. 2001. Alimentación ninfal de Leptophlebiidae (Insecta: Ephemeroptera) en el caño paso del diablo, Venezuela. *Revista Biología Tropical* 49: 999-1003.
- Coscarón, S. & Coscarón-Arias, C. L. 2007. Neotropical Simuliidae (Diptera: Insecta), pp. 28 *In: Adis, J., Arias, J.R., Rueda-Delgado, G & K.M. Wantzen, eds. Aquatic Biodiversity in Latin America (ABLA). Vol. 3. Pensoft, Bulgaria.*
- Cummins, K. W. & Klug, M. J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 147-172.
- Gamboa, M., Cipriani, R. & Arrivillaga, J. 2007. Ontogenia de *Anacroneuria chorrera* (Plecoptera: Perlidae) usando morfometría geométrica de las pteroteca. *Folia Entomológica Mexicana* 6: 183-188.
- Gamboa, M., Chacón, M. M. & Segnini, S. 2009a. Diet composition of the mature larvae of four *Anacroneuria* species (Plecoptera: Perlidae) from the Venezuelan Andes. *International Journal of Freshwater Entomology* 31: 409-417.
- Gamboa, M., Chacón, M. M. & Segnini, S. 2009b. Ritmo de alimentación y tamaño de presa en cuatro especies simpátricas de Plecoptera (Insecta) en un río tropical andino. *Ecotropicos* 22: 37-43.
- Gutiérrez-Fonseca, P. E. & Springer, M. (2011). Description of the final instar nymphs of seven species from *Anacroneuria* Klapálek (Plecoptera: Perlidae) in Costa Rica, and first record for an additional genus in Central America. *Zootaxa* 2965:16-38.
- Hudson, P. L., Lenat, D. R., Caldwell, B. A. & Smith, D. 1990. Chironomidae of the Southeastern United States: A Checklist of Species and Notes on Biology, Distribution and Habitat. United States Department of the Interior Fish and Wildlife Service, Washington, USA.
- Kreutzweiser, D. P., Good, K. P., Capell, S. S. & Holmes, S. B. 2008. Leaf-litter decomposition and macroinvertebrate communities in boreal forest streams linked to upland logging disturbance. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 1-15.
- Leroy, C. J. & Marks, J. C. 2006. Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 51: 605-617.
- Malmqvist, B., Zhang, Y. & Adler, P. H. 1999. Diversity, distribution and larval habitats of North Swedish clackflies (Diptera: Simuliidae). *Freshwater Biology* 42: 301-314.
- Oliver, D. R. 1971. Life history of the Chironomidae. *Annual Review of Entomology* 16: 211-230.
- Peckarsky, B. L., Taylor, B. W., McIntosh, A. R., McPeck, M. A. & Lytle, D. A. 2001. Variation in mayfly size at metamorphosis as a developmental response to risk of predation. *Ecology* 82: 740-757.
- Siegfried, C. A. & Knight, A. W. 1976. Prey selection by a setipalpi stonefly nymph, *Acroneuria (Calineuria) californica* Banks (Plecoptera: Perlidae). *Ecology* 57: 603-608.
- Tamaris, C. E., Turizo, R. R. & Zúñiga, M. 2007. Distribución espacio-temporal y hábitos alimentarios de ninfas de *Anacroneuria* (Insecta: Plecoptera: Perlidae) en el río Gaira (Sierra nevada de Santa Marta, Colombia). *Caldasia* 29: 375-385.

- Terra, W. & Ferreira, C. 1994. Insect digestive enzymes: properties, compartmentalization and function. *Comparative Biochemistry and Physiology* 1: 1-62.
- Tomanova, S. & Tedesco, P. A. 2006. Tamaño corporal, tolerancia ecológica y potencial de bioindicación de la calidad del agua de *Anacroneria* spp. (Plecoptera: Perlidae) en América del Sur. *Revista de Biología Tropical* 55: 67-81.
- Van Buskirk, J. & Yurewicz, K. L. 1998. Effects of predators on prey growth: relative contributions of thinning and reduced activity. *Oikos* 82: 20-28.
- Walde, S. J. & Davies, R. W. 1984. The effect of intraspecific interference on *Kogotus nonus* (Plecoptera) foraging behaviour. *Canadian Journal of Zoology* 62: 2221-2226.

Cuadros y figuras

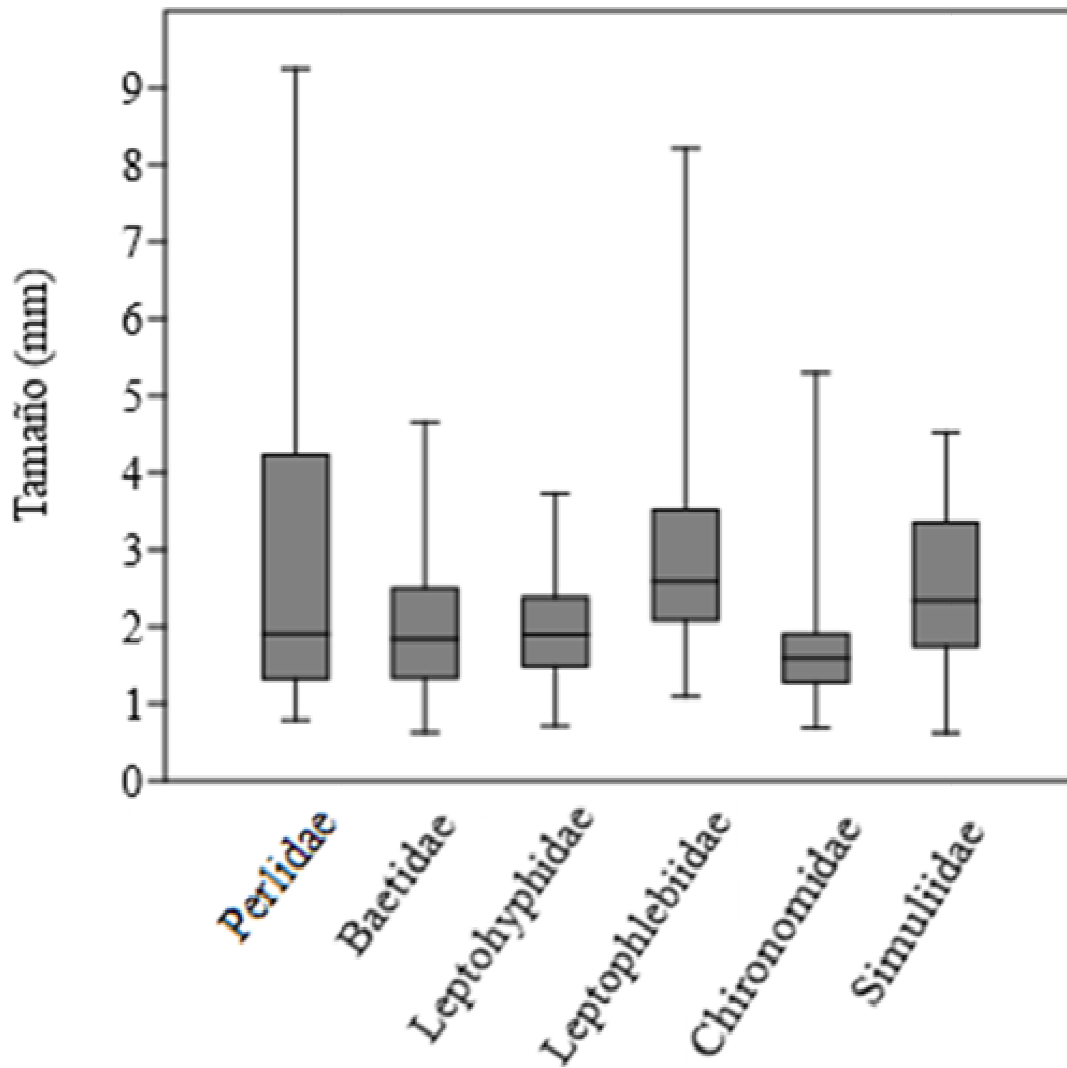


Figura 1. Boxplot de los tamaños de los individuos encontrados para la familia Perlidae y cada una de las familias de presas. Se presentan el máximo, el mínimo y la mediana, así como los percentiles de 25% y de 75%.

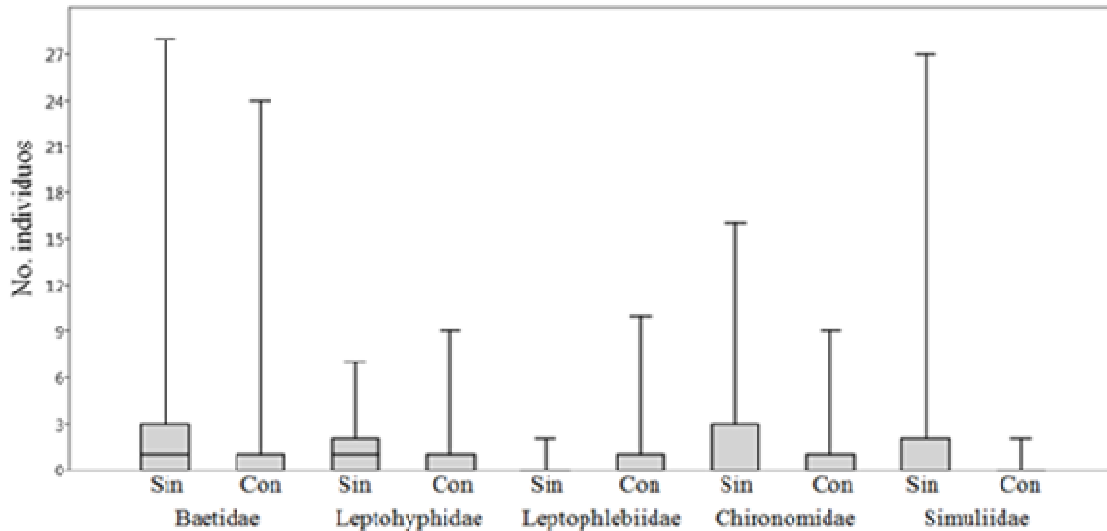


Figura 2. Boxplot del número de individuos de cada familia de presas en hojas con y sin plecópteros. de cada familia de presas en hojas sin presencia de plecópteros y en hojas con plecópteros. Se presentan el máximo, el mínimo y la mediana, así como los percentiles de 25% y de 75%. Cabe destacar que debido a la gran cantidad de hojas sin presencia de estas familias, los mínimos y los percentiles de 25 se encuentran en el cero.

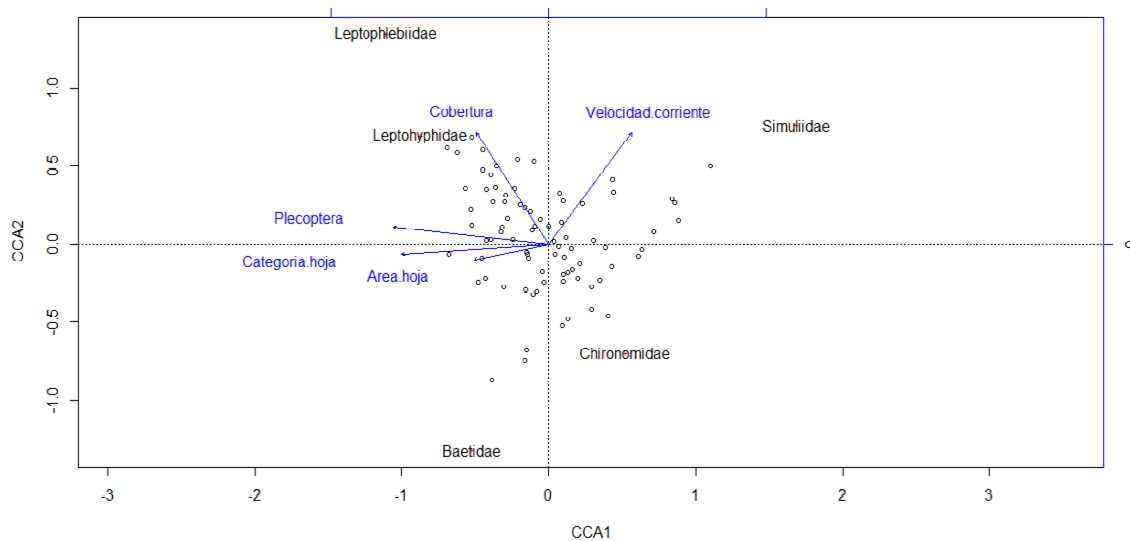


Figura 3. Análisis de correspondencia canónico con las variables categoría de hoja, área de hoja, velocidad de corriente, cobertura del dosel y los tres plecópteros como variables explicativas.

Cuadro 1. Puntajes de cada variable ambiental en los dos primeros componentes principales del análisis de correspondencia canónica.

| | CCA1 | CCA2 |
|------------------------|---------|----------|
| Plecoptera | -0.7132 | 0.11200 |
| Velocidad de corriente | 0.3840 | 0.74437 |
| Cobertura del dosel | -0.3326 | 0.74607 |
| Área de la hoja | -0.3407 | -0.10534 |
| Categoría de la hoja | -0.6731 | -0.06588 |

Cuadro 2. Puntajes de cada familia de presa en los dos primeros componentes principales del análisis de correspondencia canónica.

| | CCA1 | CCA2 |
|-----------------|---------|---------|
| Baetidae | -0.1309 | -0.2151 |
| Leptohyphidae | -0.2174 | 0.1142 |
| Leptophlebiidae | -0.2763 | 0.2195 |
| Chironomidae | 0.1312 | -0.1134 |
| Simuliidae | 0.4221 | 0.1246 |

Cuadro 3. Valores estadísticos del modelo de regresión poisson inflado con ceros para la abundancia de las cinco familias de presas contra los tres grupos de plecópteros.

| Familia | | Estimado | Error est. | Z | Pr(> z) |
|-----------------|----------------|----------|------------|--------|----------|
| Baetidae | (Intersección) | 1.155 | 0.090 | 12.821 | <0.001 |
| | P1 | 0.087 | 0.099 | 0.882 | 0.378 |
| | P2 | 0.112 | 0.221 | 0.509 | 0.610 |
| | P3 | 0.304 | 0.133 | 2.277 | 0.023 |
| Leptohyphidae | (Intersección) | 0.639 | 0.139 | 4.606 | <0.001 |
| | P1 | -0.014 | 0.135 | -0.107 | 0.915 |
| | P2 | 0.403 | 0.255 | 1.582 | 0.114 |
| | P3 | 0.242 | 0.214 | 1.130 | 0.258 |
| Leptophlebiidae | (Intersección) | 0.121 | 0.243 | 0.501 | 0.617 |
| | P1 | 0.232 | 0.111 | 2.100 | 0.036 |
| | P2 | 0.382 | 0.298 | 1.284 | 0.199 |
| | P3 | 0.307 | 0.240 | 1.278 | 0.201 |
| Chironomidae | (Intersección) | 1.414 | 0.085 | 16.607 | <0.001 |
| | P1 | -0.275 | 0.106 | -2.590 | 0.010 |
| | P2 | -0.511 | 0.289 | -1.767 | 0.077 |
| | P3 | 0.149 | 0.152 | 0.981 | 0.327 |
| Simuliidae | (Intersección) | 1.669 | 0.086 | 19.484 | <0.001 |
| | P1 | -1.406 | 0.426 | -3.303 | 0.001 |
| | P2 | 0.932 | 1.471 | 0.633 | 0.526 |
| | P3 | -3.381 | 2.149 | -1.574 | 0.116 |

Especificidad y prevalencia de ectoparásitos en murciélagos neotropicales de la Península de Osa

Fernanda Francis-Cartín

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

Resumen. Los murciélagos son hospederos de ectoparásitos como dípteros, streblidos, nictéridos, entre otros. Debido a la gran variedad de refugios, organizaciones sociales y hábitos de alimentación que presentan, son clave para entender la evolución y ecología del parasitismo. El objetivo del presente estudio fue determinar la especificidad, prevalencia (número de hospederos infectados de un parásito dividido por el número de hospederos examinados para el mismo) e intensidad (número de parásitos que se encontraban en una especie-hospedero) de ectoparásitos en las especies de murciélagos de la península de Osa, y determinar si varían por el lugar donde fueron capturados (bosque, cuerpos de agua o estructura antropogénica), o por el gremio alimenticio. Se realizaron pruebas no-paramétrica de Kruskal-Wallis para determinar si existía variación en la intensidad y prevalencia. Se capturaron 94 murciélagos y se encontró un total de 405 ectoparásitos distribuidos en cinco órdenes, nueve familias y 14 géneros, la prevalencia general fue baja, y los géneros de ectoparásitos que presentaron mayor prevalencia fueron *Chirodiscidae*¹, *Periglischrus* y *Trichobius*. Se detectaron diferencias en prevalencia por especie de hospedero y por su hábito alimenticio. Para la intensidad, se reportó una diferencia tanto entre hospederos como en su tipo de alimentación y donde fueron capturados. Se reportaron seis géneros con especificidad monoxena, seis con especificidad oligoxena y dos con especificidad polixena.

Palabras clave: Ácaros, Dípteros, índice de especificidad, carga parasitaria, gremio alimenticio.

La asociación, o especificidad, de los ectoparásitos se puede clasificar como monoxena si el parásito sólo se encuentra en una especie de hospedero, esto también se cataloga como una alta especificidad; oligoxena si se encuentra en varios géneros; y polixena, si son de varias familias (Ter-Hofstede, Fenton & Whitaker 2004, Aguiar & Antonini 2016). Las características propias del hospedero, como su tamaño corporal, morfología, alimentación y organización social, van a afectar la especificidad y carga parasitaria que presente (Freelan 1983, Gettinger & Ernest 1995).

Algunas especies de murciélagos (Chiroptera) presentan alta carga de ectoparásitos, mientras que otros parecen presentar muy pocos o ninguno, esta diferencia se asocia con la gran variedad de refugios, organizaciones sociales y hábitos de alimentación que presentan (Reid 2006, Wainwright 2007, Frank et al. 2014). Por lo tanto los murciélagos son un grupo clave para entender la evolución y la ecología del parasitismo (Tarquino-Carbonell *et al.* 2015). Los murciélagos son principalmente hospederos de especies de los órdenes como Diptera, Dermaptera, Hemiptera y Siphonaptera (Autino, Claps & Barquez 1999, Bertola et al. 2005, Lira-Olguin, Guzmán-Cornejo & Del Castillo-Martínez 2015). Estudios previos han determinado que algunas de estas especies de ectoparásitos presentan alta especificidad en los hospederos (Oscherov, Chatellenaz & Milano 2006, Dick & Patterson 2007).

En las especies de murciélagos que habitan en cuevas (varias especies en una cueva) generalmente aumenta la transmisión horizontal de ectoparásitos, que se da cuando el ectoparásito brinca o camina a otro hospedero por la cercanía de este con el hospedero original. Esta transferencia horizontal disminuye la especificidad de los ectoparásitos, y al haber mayor cantidad de individuos en un solo refugio, tiende a aumentar la carga

parasitaria (Seneviratne *et al.* 2009). Por otra parte, las especies que habitan en refugios efímeros llamados tiendas, realizados mediante la modificación de hojas de Arecaceae o de Heliconiaceae principalmente (Rodríguez-Herrera, Medellín & Timm 2007), son caracterizados por ser refugios monoespecíficos, por lo que no es posible que se dé la transferencia horizontal entre distintas especies de hospederos, y su carga parasitaria es menor porque son refugios donde conviven pocos individuos, y que estos se están cambiando constantemente (Ter-Hofstede *et al.* 2004). Algunos ectoparásitos, como los pertenecientes al orden Diptera, su tercer estadio de larva se desarrolla en la superficie del refugio por lo que el éxito reproductivo de estos depende de la permanencia del murciélago en el refugio; al cambiar constantemente de tienda evitaría que el parásito complete el ciclo de vida (Marshall 1982, Ter-Hofstede *et al.* 2004, Ter-Hofstede & Fenton 2005). Lo anterior ha justificado la marcada diferencia en abundancia de los ectoparásitos de la familia Streblidae (Diptera), donde los murciélagos que viven en cuevas poseen alta carga parasitaria de estos dípteros (Guerrero & Morales-Malacara 1996), mientras que aquellos individuos que viven en refugios tipo tienda presentan poca carga de estos. No obstante, el patrón de especificidad, o carga parasitaria que podrían presentar otros ectoparásitos permanentes de murciélagos, como ácaros o piojos, es poco entendido (Ter-Hofstede *et al.* 2004, Ter-Hofstede. & Fenton. 2005).

A pesar de que muchos ectoparásitos de murciélagos se encuentran restringidos a zonas neotropicales (Guerrero 1996, Dick 2006), son escasos los estudios sobre la relación parásito-hospedador (Rojas *et al.* 2008). El objetivo del presente estudio radica en determinar la especificidad, prevalencia y carga de ectoparásitos (o intensidad) en las distintas especies de murciélagos capturados en la Península de Osa. Así mismo, se pretende determinar si la prevalencia e intensidad varían por el lugar donde se capturaron los murciélagos (cercañas de un bosque, cuerpos de agua o estructura antropogénica), o por el gremio alimenticio de los hospederos. Se plantea la hipótesis de que la prevalencia e intensidad van a diferir según la alimentación y lugar de captura del hospedero. Esta investigación representa el primer reporte sobre los géneros de ectoparásitos de murciélagos de la península de Osa (Costa Rica).

Materiales y métodos

Sitio de estudio.— El estudio se realizó del 28 de enero al 5 de febrero de 2017. Los muestreos se realizaron en la Península de Osa, en la comunidad de Agua Buena de Rincón en el cantón de Osa; en sitios cercanos a la Estación de la Fundación Neotrópica (8°42'4.2"N, 83°30'46.9"W). Esta zona presenta una temperatura anual entre 23 a 27 °C, y la precipitación media varía de 3420 a 6840 mm (Lagunas-Vázquez 2004). La zona presentó una fuerte deforestación entre 1950 y 1960, debido a la llegada de compañías madereras a la zona (Barrantes *et al.* 1999), esto generó la fragmentación de sus bosques (Alvarez & Márquez 1992). Debido a lo anterior, la región presenta características de bosque tropical muy húmedo en vías de regeneración (Barrantes *et al.* 1999).

Toma de datos.— Se muestrearon tres tipos de hábitat por tres noches cada uno: estructuras antropogénicas, bosques y cuerpos de agua. Se clasificaron como estructura antropogénica el taller y las cabañas abandonadas de La Fundación Neotrópica, y una casa de habitación al este de la estación. Como sitios en bosque, se tomó una antigua plantación de *Theobroma cacao* (Cacao) que se encontraba al norte de la estación, un el bosque secundario cercano a la plantación de cacao, y un bosque maduro al este de la estación. Los cuerpos de agua muestreados fueron el Río Rincón (en un punto al sur de la estación), la quebrada Agua Buena que desembocaba en el río antes mencionado, y la quebrada Osa pulcra. Para capturar los murciélagos, en cada sitio se colocaron dos redes

de niebla de 12m x 2 m, las cuales se abrieron de las 17:30 a las 21:00 h, y se revisaron cada 15 o 20 minutos, en total el esfuerzo de muestreo fue de 63 horas/red.

Cuando se capturaban individuos, estos se metían en bolsas de tela para su posterior procesamiento, cada murciélago se identificó a nivel de especie según Timm *et al.* (1999) y criterio de expertos, y se le removió todos los ectoparásitos que se pudieran distinguir a simple vista (macroectoparásitos), con ayuda de pinzas de punta fina. Los parásitos fueron preservados en alcohol con una concentración al 70% dentro de envases Eppendorf rotulados con la identificación del murciélago capturado y el sitio. Cada murciélago fue marcado en su pata derecha con esmalte para uñas, para evitar recapturas, luego de ser marcado se procedió a liberarlo. Se les asignó un gremio alimenticio a cada especie de murciélago con base en lo reportado en la literatura (Timm *et al.* 1999, Reid 2006, Wainwright 2007). Los ectoparásitos fueron identificados a nivel de género, utilizando claves taxonómicas (Wenzel & Tipton 1966, Dick & Miller 2010, Gracioli 2010), colecciones entomológicas de la Universidad de Costa Rica (UCR), y consulta con expertos. Para el caso de la identificación de ácaros se contó con la ayuda de especialistas del CIPROC y del Laboratorio de Acarología del Departamento de Biología Comparada de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Análisis estadístico.— Para cada murciélago capturado se obtuvo la prevalencia, que es el número de hospederos infectados con un parásito particular, dividido por el número de hospederos examinados para ese parásito. La carga parasitaria o intensidad, se obtuvo a partir del número de parásitos que se encontraban en una especie de murciélago. Se realizó una prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis para determinar si existía una variación en estos valores por el hábito alimenticio del murciélago. De manera similar, se evaluó, si se encontraba una diferencia en los valores por el lugar donde fueron capturados, comparando entre bosques, estructuras antropogénicas y cuerpos de agua. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa estadístico R, versión 0.98.1028 (RStudio Inc. 2013).

Se calculó el índice de especificidad del hospedero (Std*) desarrollado por Poulin y Mouillot (2003), utilizando los datos de prevalencia para todos los taxones de ectoparásitos examinados (Poulin y Mouillot 2005). El análisis se realizó utilizando el software TaxoBiodiv2 (<http://www.otago.ac.nz/parasitegroup/downloads.html>). En la jerarquía taxonómica del hospedero utilizada para calcular el Std* se incluyó las categorías de orden, familia, género y especie, y se basó en la clasificación actual reconocida por Timm *et al.* (1999). Usando estos cuatro niveles taxonómicos, el valor más alto que puede tomar el índice Std* es 3, cuando todos los hospederos pertenecen a familias diferentes (especificidad de tipo polixena), y Std* de 2 significa que todas las especies-hospedero para un tipo de parásito dado son de géneros diferentes (especificidad tipo oligoxena) y un valor de 0 significa que sólo hay un hospedero conocido por una especie de parásito dada (especificidad tipo monoxena), estos valores son corregidos tomando en cuenta la prevalencia de cada parásito específico.

Resultados

En total se capturaron y revisaron 94 murciélagos pertenecientes a cuatro familias y 16 especies, de estas 16 especies ocho fueron frugívoras, cuatro insectívoras, dos nectarívoras, una fue carnívora y una omnívora. Phyllostomidae fue la familia más abundante (53%), sin embargo fue *Molossus molossus* (Molossidae) la especie más abundante (32%) (Cuadro 1). En los 94 murciélagos se colectaron 405 ectoparásitos distribuidos en cinco órdenes, nueve familias (dos de estas sin identificar) y 14 géneros, siendo *Trichobius* (Diptera: Streblidae) el género más abundante (Cuadro 2). Solo en 59

(63%) de los murciélagos capturados se encontraron ectoparásitos. En *Rhynchonycteris naso* y *Artibeus lituratus* no se encontraron ectoparásitos por lo que no aparecen en las figuras y cuadros siguientes.

Al obtener la prevalencia general (sin tomar en cuenta las especies de hospedero) esta reportó valores bajos en los distintos géneros de parásitos, los valores más altos de prevalencia se presentaron en *Chirodiscidae1* (Sarcoptiformes: Chirodiscidae), *Periglischrus* (Mesostigmata: Spinturnicidae) y *Trichobius* (Diptera: Streblidae) (Cuadro 3). En cuanto a la prevalencia por especie de hospedero, se encontraron diferencias significativas ($H=24.404$, $p<0.05$), sin embargo en muchos de los casos como en *Strebla* en *Glossophaga commissarisi* y *Trichobius* en *Trachops cirrhosus* sólo se capturó un hospedero de cada especie por lo que todo lo que presentara este individuo (en términos de ectoparásitos) representaría el 100% de la prevalencia para la respectiva especie de murciélago, por lo que se requiere una muestra mayor para determinar certeramente la prevalencia de ectoparásitos en esos casos (Fig.1). Las prevalencias altas que se reportaron teniendo un número adecuado de hospederos fueron *Trichobius*, *Trichobioides* y *Strebla* en *P. discolor*, *Basilia* en *M. nigricans* y *Chirodiscidae1* en *M. molossus* (Fig.1). Se pudo ver una diferencia de la prevalencia según su hábito alimenticio ($H= 10.02$, $p<0.05$), presentándose una mayor prevalencia en nectarívoros, frugívoros y carnívoros respecto a los otros gremios (Fig. 2). Respecto al lugar donde fueron capturados no se reportó diferencia en la prevalencia, obteniéndose valores muy similares entre bosques y cuerpos de agua, mientras que los valores de las estructuras antropogénicas reportaron gran variación ($H= 4.73$, $p= 0.094$, Fig.3).

Se encontraron diferencias significativas en esta intensidad reportada para las distintas especies de hospederos ($H= 46.23$, $p<0.05$, Fig. 4 y 5), los valores de intensidad más elevados se reportaron en *Trichobioides*, *Trichobius* y *Periglischrus* en *P. discolor*, *Chirodiscidae1* en *M. molossus*, y en *Basilia* en *M. nigricans*. Otros casos de intensidades altas como en *Acarina4* en *E. hartii*, *Trichobius* en *T. cirrhosus*, *Neotrombicula* en *S. bilineata*, *Acarina2* en *M. nigricans* y *Periglischrus* en *U. convexum* se dieron porque únicamente un individuo de esa especie fue capturado con elevada intensidad de estos ectoparásitos (Cuadro 4). Igualmente se evidenciaron diferencias en la intensidad de los diferentes gremios alimenticios, presentándose un mayor valor en los murciélagos omnívoros ($H= 27.819$, $p<0.05$, Fig.6), con mayor proporción de parásitos *Trichobius* de la familia Streblidae (Fig. 7). Respecto al lugar donde fueron capturados los hospederos, se encontró que en los cuerpos de agua se presenta una mayor intensidad; bosque y estructuras antropogénicas presentan valores muy similares ($H= 16.76$, $p<0.05$, Fig.8), se encontró representación de todos los géneros de ectoparásitos en la intensidad reportada para cuerpos de agua, por otra parte los géneros más abundantes en estructuras antropogénicas fueron *Neotrombicula* y *Chirodiscidae1*, y en bosque fue *Periglischrus* (Fig.9).

Se reportaron seis géneros con una especificidad monoxena (*Acarina2*, *Basilia*, *Macronyssidae1*, *Neotrichobius*, *Trichobioides* y *Uropodidae1*), seis con especificidad oligoxena (*Acarina4*, *Parichoronyssus*, *Periglischrus*, *Speiseria*, *Strebla* y *Trichobius*), y dos con especificidad polixena (Cuadro 4). Sin embargo, no se puede descartar que los individuos presentes en estos géneros polixenicos de ectoparásitos sean monoxenos debido a que pueden presentar mayor especificidad a niveles taxonómicos más finos de los ectoparásitos.

Discusión

En se reportaron bajos valores de prevalencia general, lo que se puede explicar por el alto porcentaje de murciélagos no infectados; poco menos de la mitad de los murciélagos capturados no presentaron ectoparásitos, esto es esperable ya que los individuos tratan de reducir su carga parasitaria por métodos diversos (Eckstein & Hart 2000). Los ectoparásitos pueden reducir el valor adaptativo (fitness) de sus hospederos, ya sea en términos de supervivencia o éxito reproductivo (Hart 1992). Muchos murciélagos tratan de eliminar su presencia desplegando comportamientos como el acicalamiento entre individuos o por sí solos (Eckstein & Hart 2000).

Otro factor de protección contra los ectoparásitos es la utilización de refugios, se sabe que los murciélagos que utilizan cuevas tienen una mayor prevalencia e intensidad de infección en comparación con los que utilizan refugios efímeros, como las tiendas en hojas (Patterson *et al.* 2007). En el presente estudio no se muestrearon directamente refugios efímeros, pero especies como *Artibeus jamaicensis*, *Dermanura watsoni*, *Mesophylla macconnelli* y *Uroderma convexum* capturados en el estudio, se ha reportado que habitan en ellos (Foster & Timm 1976, Timm 1987, Rodríguez-Herrera, Medellín & Timm 2007), y fueron unos de los que presentaron una menor intensidad de ectoparasitismo.

La alta prevalencia de *Preglischrus* y *Trichobius* en murciélagos de la familia Phyllostomidae, concuerda con lo reportado en otros estudios donde se encuentra que la presencia de estos ectoparásitos está estrechamente relacionada con distribución de los filostómidos en el trópico (Gettinger & Gribel 1989, Guerrero & Morales-Malacara 1996, Sheeler-Gordon & Owen 1999). *Trichobius* ha reportado mayor prevalencia e intensidad en filostómidos que habitan en cuevas, debido a que este ectoparásito tiende a pupar en las paredes o superficies de los refugios (Dittmar *et al.* 2009).

Los valores más altos de prevalencia de *Chirodiscidae1* se presentaron en *M. molossus* (que fue el hospedero con mayor abundancia en el estudio), y este fue uno de los géneros de ectoparásitos que tuvo un mayor aporte en la intensidad reportada para lugares antrópicos. Esto se debe a que los individuos de *M. molossus* utilizan refugios mayoritariamente en techos de casas (Marshall 1977), que son estables a lo largo del tiempo y pueden presentar gran cantidad de murciélagos favoreciendo la ocurrencia de *Chirodiscidae1* ya que este ectoparásito tiende a aumentar conforme aumenta el número de individuos en el refugio (Kunz 1982, Côté & Poulin 1995). Según Kunz (1976), la intensidad de ectoparásitos es un reflejo del tamaño del grupo en el refugio.

Las altas prevalencias de *Trichobius* y *Trichobioides* en *P. discolor* se relacionan con lo reportado en trabajos anteriores, Tamasitt & Fox (1970), reportan a *P. discolor* como el principal hospedero de especies pertenecientes a estos géneros de Stréblidos. Por otra parte el género *Strebla* se reporta como un parásito común tanto de *P. discolor* como de *Carollia perspicillata* (Tamasitt & Fox 1970), sin embargo en el presente trabajo sólo se encontró en *P. discolor* y no en *C. perspicillata*, esto se puede deber a que no se capturaron tantos individuos del segundo hospedero mencionado. También se ha visto gran abundancia del género *Basilía* parasitando individuos de *M. nigricans* (Bertola *et al.* 2005), esto concuerda con las altas prevalencias encontradas de *Basilía-M. nigricans*.

Respecto al lugar donde fueron capturados los hospederos, aunque la prevalencia no haya sido significativa, se puede observar que cuerpos de agua presentó una prevalencia que engloba tanto a la presente en bosques como en estructuras antropogénicas, esto se explica porque los cuerpos de agua son puntos de convergencia de todas las especies de murciélagos que habitan en bosque y en estructuras antropogénicas, por la importancia

del recurso hídrico (Gómez-Ruiz 2006), tal vez si se realizara el análisis excluyendo los datos colectados en cuerpos de agua, se obtendrían diferencias en los lugares restantes. Por otra parte el que se encontrara mayor intensidad en cuerpos de agua se debe también a la confluencia de especies de murciélagos por recurso hídrico (Gomez-Ruiz 2006), ya que esto genera que en estos puntos se tenga mayor tamaño de muestra.

Respecto al gremio alimenticio, ha sido poco lo que se ha estudiado de la relación que existe entre la alimentación y la carga parasitaria de los murciélagos, se sabe que esto se ve afectado principalmente por el tamaño del cuerpo del hospedero (Presley & Willig 2008), sexo (Christe *et al.* 2007) y utilización de refugio (Ter Hofstede & Fenton 2005). Sin embargo, la estrategia de forrajeo pone al individuo en contacto con distintos factores que pueden alterar su carga parasitaria (Willig *et al.* 2000). En el presente estudio se encontró una mayor intensidad de ectoparásitos en individuos omnívoros, esto concuerda con lo reportado por Lone-Tree & Beck (2013). Sin embargo se debería de tener una muestra más representativa de especies-hospedero de cada gremio, ya que para el caso de omnívoros y carnívoros sólo se contaba con una especie (*P. discolor* y *T. cirrhosa* respectivamente), y sólo dos para nectarívoros (*G. commissarisi* y *G. soricina*)

Acorde con lo reportado en la literatura se clasificó a Streblidos como oligoxenos, o sea que parasitaban a individuos de una misma familia principalmente, a la familia Phyllostomidae (Whitaker & Morales-Malacara 2005). Sin embargo, se ha determinado que el nivel de ectoparásitos puede variar por la especie de murciélago que se esté analizando, se ha visto que *Artibeus jamaicensis* presentó una baja intensidad de Streblidos pero relativamente alta de ácaros, mientras que se reportó lo contrario *Carollia brevicauda* (Ter Hofstede & Fenton 2005). Para moscas se reportó gran variación en el índice de especificidad, esto se puede explicar debido a que los dípteros pueden moverse de hospedero, ya sea caminando o brincando, sin embargo se ha visto que la mayoría de las veces se mantienen únicamente en ciertas familias de murciélagos (Presley 2004). Para nuestro caso se reportó Streblidos parasitando seis especies de la familia Phyllostomidae y Nycteribidos parasitando una especie de la familia Vespertilionidae, esto concuerda con lo reportado por otros autores en donde se dice que los Streblidos se encuentran parasitando mayormente Phyllostomidos y Noctilionidos; y que Nycteribidos se reportan en Vespertilionidae (Presley 2004).

En el caso de los ácaros, se ha encontrado gran variación en términos de la especificidad hacia murciélagos, donde algunos géneros de familias como Spinturnicidae son muy específicas (Radovsky 1966). Sin embargo otras como Trombiculidae son parásitos oportunistas que se encuentran en gran cantidad de mamíferos, no sólo en murciélagos y pueden vivir hasta 4 años en un mismo hospedero, por lo que si los individuos no se acicalan continuamente o se encuentran en una situación comprometida de salud es probable que se presenten altos valores de intensidad de estos parásitos (Presley 2004). Macronyssidae al igual que Trombiculidae, se ha encontrado en múltiples mamíferos, y en familias de murciélagos como Emballonuridae, Noctilionidae, Phyllostomidae, Vespertilionidae y Molossidae (Marshall 1976), en el presente estudio únicamente se encontró en 2 especies de Phyllostomidae. Para muchas familias de ácaro falta información sobre su especificidad respecto a hospederos, este es el caso de Chirodiscidae, que hasta el momento sólo se ha encontrado parasitando murciélagos (Pinichpongse 1963), y en nuestro caso se encontró en *M. molossus* y *P. discolor* de las familias Molossidae y Phyllostomidae respectivamente. La familia Uropodidae solo se ha encontrado parasitando murciélagos en Brasil cuando se reportó en *Tadarida brasiliensis*. En nuestro caso se encontró en *M. molossus*, especie perteneciente a la misma familia (Molossidae) del hospedero reportado en Brasil (Spears, Durden, & Hagan 1999). Es

posible que este represente el primer registro de esta familia parasitando murciélagos en Costa Rica.

La especificidad ectoparásito-hospedero puede estar influenciada por varios factores, como el clima, la estructura de la vegetación donde habita el hospedero, la densidad de individuos por refugio y si en este conviven varias especies, por lo que es necesario en futuros estudios hacer una caracterización de los refugios de los individuos muestreados (Marshall 1976, Santos *et al.* 2013). Según Dick & Patterson (2007), la especificidad se basa en un conjunto de propiedades biológicas intrínsecas del hospedero y del ectoparásito, así como en las relaciones ecológicas y evolutivas, muchas veces al cambiar estos factores cambia la especificidad ectoparásito-hospedero observada anteriormente. De igual manera, la especificidad puede verse de manera diferente según el nivel taxonómico al que se clasifique el ectoparásito, por lo que es posible que familias caracterizadas como polixenas presenten especies con especificidad monoxena en ellas, por lo que es necesario realizar los análisis con una clasificación taxonómica más fina del ectoparásito.

En conclusión, falta mucho por estudiar en términos de relación ectoparásito-murciélago, sin embargo se puede decir que la mayoría de las géneros reportaron una alta especificidad, sin embargo se deben realizar los análisis con una clasificación taxonómica más fina del ectoparásito. Por otra parte se reportaron baja prevalencia para los ectoparásitos del presente estudio. La carga de ectoparásitos mostró variación entre los individuos, siendo los capturados cerca de cuerpos de agua y los omnívoros los que presentaron valores más elevados.

Agradecimientos

Agradecimientos a las siguientes personas por la ayuda para completar este proyecto: Melissa Rodríguez, Luis Sandoval, Alejandro Vargas, Axel Retana, Alex Rodríguez, Yanil Bravo, Francinie Guido, Andrés Duarte, Ana María Solano, Juan Bibiano Morales. Este proyecto realizado como parte del curso de Biología de Campo de la Universidad de Costa Rica.

Bibliografía

- Aguiar, L. M., & Y. Antonini. 2016. Prevalence and intensity of Streblidae in bats from a Neotropical savanna region in Brazil. *Folia Parasitologica* 63: 1-8.
- Alvarez, H. & L. Marquez. 1992. Plan general de manejo y desarrollo de la Reserva Forestal Golfo Dulce. Compendio del diagnóstico de recursos y de la programación del manejo. Fundación Neotrópica, Costa Rica.
- Autino, A. G., G. Claps & R. Barquez. 1999. Insectos ectoparasitos de murciélagos de las yungas de la argentina. *Acta Zoológica Mexicana* 78: 119-169.
- Barrantes, G., Q. Jiménez, J. Lobo, T. Maldonado, M. Quesada & R. Quesada. 1999. Evaluación de los planes de manejo forestal autorizados en el período 1997–1999 en la Península de Osa. Cumplimiento de normas técnicas, ambientales e impacto sobre el bosque natural. Fundación Cecropia, Costa Rica.
- Bertola, P., C. C. Aires, S. E. Favorito, G. Gracioli, M. Amaku & R. Pinto-da-Rocha. 2005. Bat flies (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) parasitic on bats (Mammalia: Chiroptera) at Parque Estadual da Cantareira, São Paulo, Brazil: parasitism rates and host-parasite associations. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 100: 25–32.

- Christe, P., O. Glaizot, G. Evanno, N. Bruyndonckx, G. Devevey, G. Yannic, P. Patthey, A. Maeder, P. Vogel, & R. Arlettaz. 2007. Host sex and ectoparasites choice: preference for, and higher survival on female hosts. *Journal of Animal Ecology* 76: 703-710.
- Côté, I. M., & Poulin, R. 1995. Parasitism and group size in social animals: a meta-analysis. *Behavioral Ecology* 6: 159-165.
- Dick, C. W. 2006. The streblid bat flies (Diptera: Streblidae) of Guatemala. *Biodiversidad de Guatemala* 1: 441-452.
- Dick, C. W. & J. A. Miller. 2010. Streblidae (Bat flies), pp 1249-1260 In: B. V. Brown, A. Borkent, J. M. Cumming, D. M. Wood, N. E. Woodley & M.. Zumbado. Eds. *Manual of Central American Diptera: Volume 2*. NRC Research Press, Canadá.
- Dick, C. W. & B. D. Patterson. 2007. Against all odds: explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *International journal for parasitology* 37: 871-876.
- Dittmar, K., Dick, C. W., Patterson, B. D., Whiting, M. F., & Gruwell, M. E. 2009. Pupal deposition and ecology of bat flies (Diptera: Streblidae): *Trichobius* sp.(caecus group) in a Mexican cave habitat. *Journal of Parasitology*, 95: 308-314.
- Eckstein, R. A., & Hart, B. L. 2000. Grooming and control of fleas in cats. *Applied Animal Behaviour Science* 68: 141-150.
- Frank, R., J. Münster, J. Schulze, A. Liston & S. Klimpel. 2014. Macroparasites of Microchiroptera: bat ectoparasites of Central and South America, pp 87-130 In: S. Klimpel & H. Mehlhorn, Eds. *Bats (Chiroptera) as Vectors of Diseases and Parasites*. Springer, New York, USA.
- Foster, M. S., & Timm, R. M. 1976. Tent-making by *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomatidae) with comments on plants used by bats for tents. *Biotropica*: 265-269.
- Freeland, W. J. 1983. Parasites and the coexistence of animal host species. *The American Naturalist* 121: 223-236.
- Gettinger, D. & K. A. Ernest. 1995. Small-mammal community structure and the specificity of ectoparasite associations in central Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 55: 331-341.
- Gettinger, D., & Gribel, R. 1989. Spinturnicid mites (Gamasida: Spinturnicidae) associated with bats in central Brazil. *Journal of medical entomology*, 26, 491-493.
- Gomez-Ruiz, E. P. 2006. Actividad de murciélagos (Chiroptera) en cuerpos de agua y su relación con variables ambientales en la Reserva de la Biosfera La Michilía, Durango. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional de México.
- Gracioli, G. 2010. Nycteribiidae (Bat flies, spider bat flies), pp 1261-1266. In: B. V. Brown, A. Borkent, J. M. Cumming, D. M. Wood, N. E. Woodley & M.. Zumbado. Eds. *Manual of Central American Diptera: Volume 2*. NRC Research Press, Canadá.
- Guerrero, R. 1996. Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. VI. Streblinae. *Acta Biologica Venezuelica* 16: 1-25.
- Guerrero, R. & J. B. Morales-Malacara. 1996. Streblidae (Diptera: Calyptratae) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) cavernícolas del centro y del sur de México,

- con descripción de una especie nueva del género *Trichobius*. Anales del Instituto de Biología serie Zoología 67: 357-373.
- Hart, B. L. 1992. Behavioral adaptations to parasites: an ethological approach. The Journal of parasitology: 256-265.
- Krasnov, B., Shenbrot, G. & Khokhlova, I. 2002 The effect of host density on ectoparasite distribution: an example of a rodent parasitized by fleas. Ecology 83:164–175
- Kunz, T. H. 1976. Observations on the winter ecology of the bat fly *Trichobius corynorhini* Cockerell (Diptera: Streblidae). Journal of medical entomology 12: 631-636.
- Kunz, T. H. 1982. Roosting ecology of bats. In Ecology of bats (pp. 1-55). Springer US.
- Kunz, T. H., Lumsden, L. F., & Fenton, M. B. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Bat ecology 1: 3-89.
- Lagunas-Vázquez, M. 2004. Análisis socioambiental de la pesca ribereña como actividad de subsistencia en las comunidades costeras de Rincón de Osa y Puerto Escondido-La Palma, Península de Osa, Costa Rica. Tesis de Maestría. Sistema de Estudios de Posgrado en Biología, Universidad de Costa Rica.
- Lira-Olguin, A. Z., C. Guzmán-Cornejo & L. Del Castillo-Martínez. 2015. Dípteros (Diptera: Streblidae) parásitos de murciélagos de cuevas de Chiapas, México. Entomología Mexicana 2: 785-789
- Lone-Tree, A. & Beck, J. 2013. Relationships between foraging strategy and ectoparasite load of Neotropical bats. Department of Zoology, Oklahoma State University, Stillwater.
- Marshall, A. G. 1976. Host-specificity amongst arthropods ectoparasitic upon mammals and birds in the New Hebrides. Ecological Entomology 1: 189-199.
- Marshall, A. G. 1977. Interrelationships between *Arixenia emu* (Dermaptera) and molossid bats and their ectoparasites in Malaysia. Ecological Entomology 2: 285-291.
- Marshall, A. G. 1982. Ecology of insects ectoparasitic on bats. En: Ecology of bats. Kunz, T. H. (Ed.). New York, Plenum Press. Pp 369–401.
- Oscherov, E. B., M. L. Chatellenaz & A. M. Milano. 2006. *Basilia carteri* (Diptera: Nycteribiidae) en murciélagos de la Reserva Provincial Ibera (Corrientes, Argentina). FACENA 22: 3-6.
- Patterson, B.D., Dick, C.W. & Dittmar, K. 2007. Roosting habits of bats affect their parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae). J. Trop. Ecol. 23: 177–189.
- Pinichpongse, S. 1963. A review of the Chirodiscinae with descriptions of new taxa (Acarina: Lisfrophoridae). Acarologia 5:81-91.
- Poulin, R. & Mouillot, D. 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. Parasitology 126:473–480
- Poulin, R. & Mouillot, D. 2005. Combining phylogenetic and ecological information into a new index of host specificity. Journal of Parasitology 91: 511-514.
- Presley, S. 2004. Ectoparasitic assemblages of Paraguayan bats: ecological and evolutionary perspectives (Doctoral dissertation, Texas Tech University).
- Presley, S. J. & M. R. Willig. 2008. Intraspecific patterns of ectoparasite abundances on Paraguayan bats: effects of host sex and body size. Journal of Tropical Ecology 24:75-83.

- Radovsky, F. J. 1966. Revision of the macronyssid and laelapid mites of bats: out line of classification with descriptions of new genera and new type species. *Journal of Medical Entomology* 3: 93-99
- Reid, F. (2006). *A field guide to mammals of North America, north of Mexico* (Vol. 4). Houghton Mifflin Harcourt.
- Rodríguez-Herrera, B., Medellín, R. A., & Timm, R. M. (2007). Murciélagos neotropicales que acampan en hojas. Editorial INBio.
- Rojas, A., Jiménez, M. Vargas, M. Zumbado & M. V. Herrero. 2008. Ectoparasites of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in Costa Rica: parasitism rates and biogeographic trends. *Mastozoología neotropical* 15: 181-187.
- Santos, C. L., Pereira, A. C., Bastos, V. J. C., Gracioli, G. & Rebelo, J. M. 2013. Parasitism of ectoparasitic flies on bats in the northern Brazilian cerrado. *Acta Parasitología* 58: 207–214.
- Seneviratne, S. S., H. C. Fernando & P. V. Udagama-Randeniya. 2009. Host specificity in bat ectoparasites: a natural experiment. *International journal for parasitology* 39: 995-1002.
- Sheeler-Gordon, L. L., & Owen, R. D. 1999. Host tracking or resource tracking? The case of *Periglischrus* wing mites (Acarina: Spinturnicidae) of leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomatidae) from Michoacan, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* 76: 85-102
- Spears, R. E., Durden, L. A., & Hagan, D. V. 1999. Ectoparasites of Brazilian free-tailed bats with emphasis on anatomical site preferences for *Chiroptonyssus robustipes* (Acari: Macronyssidae). *Journal of medical entomology* 36: 481-485.
- Tarquino-Carbonell, A. D. P., K. A. Gutiérrez-Díaz, E. Y. Galindo-Espinosa, G. Reinoso-Flórez, S. Solari, & R. Guerrero. 2015. Ectoparasites associated with bats in northeastern Tolima, Colombia. *Mastozoología neotropical* 22: 349-358.
- Tamsitt, J. R., & Fox, I. 1970. Records of bat ectoparasites from the Caribbean region (Siphonaptera, Acarina, Diptera). *Canadian Journal of Zoology*, 48, 1093-1097.
- Ter-Hofstede, H. M. & M. B. Fenton. 2005. Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behaviour of neotropical bats. *Journal of Zoology* 266: 333-340.
- Ter-Hofstede, H. M., M. B. Fenton & Jr. J. O. Whitaker. 2004. Host and host-site specificity of bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) on Neotropical bats (Chiroptera). *Canadian Journal of Zoology* 82: 616-626.
- Timm, R. M. 1987. Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*. *Field Museum of Natural History*.
- Timm, R. M., R. K. LaVal & B. Rodríguez-Herrera. 1999. Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica. *BRENESIA* 52: 1-32
- Wainwright, M. 2007. *The Mammals of Costa Rica: A Natural History and Field Guide*. Cornell University Press, New York, USA.
- Wenzel, R. L., & V. J. Tipton. 1966. *Ectoparasites of panama*. Field Museum of Natural History, Chicago, USA.
- Whitaker, J. O. & Morales-Malacara, J. B. 2005. Ectoparasites and other associates (Ectodytes) of mammals of Mexico. En: *Contribuciones mastozoológicas en homenaje*

a Bernardo Villa, V. Sánchez-Cordero y R. Medellín (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO. Pp 535-666

Whiteman, N. K. & Parker, P. G. 2004. Effects of host sociality on ectoparasite population biology. *J Parasitol* 90:939–947

Willig, M. R., S. J. Presley, R. D. Owen, & C. López-González. 2000. Composition and structure of bat assemblages in Paraguay: a subtropical-temperate interface. *Journal of Mammalogy* 81:386-401.

Cuadros y figuras

Cuadro 1. Número de individuos por especie de los murciélagos muestreados para el estudio

| Familia | Gremio alimenticio | Especie | No. de individuos |
|------------------|--------------------------|---------------------------------|-------------------|
| Emballonuridae | Insectívoro | <i>Rhynchonycteris naso</i> | 1 |
| | Insectívoro | <i>Saccopteryx bilineata</i> | 3 |
| Phyllostomidae | Frugívoro | <i>Artibeus jamaicensis</i> | 1 |
| | Frugívoro | <i>Artibeus lituratus</i> | 1 |
| | Frugívoro | <i>Carollia perspicillata</i> | 4 |
| | Frugívoro | <i>Carollia sowelli</i> | 1 |
| | Frugívoro | <i>Dermanura watsoni</i> | 5 |
| | Frugívoro | <i>Enchisthenes hartii</i> | 1 |
| | Nectarívoro | <i>Glossophaga commissarisi</i> | 1 |
| | Nectarívoro | <i>Glossophaga soricina</i> | 14 |
| | Frugívoro | <i>Mesophylla macconnelli</i> | 6 |
| | Omnívoro | <i>Phyllostomus discolor</i> | 13 |
| | Carnívoro | <i>Trachops cirrhosus</i> | 1 |
| Frugívoro | <i>Uroderma convexum</i> | 2 | |
| Vespertilionidae | Insectívoro | <i>Myotis nigricans</i> | 10 |
| Molossidae | Insectívoro | <i>Molossus molossus</i> | 30 |

Cuadro 2. Número de individuos por género de los ectoparásitos colectados para el estudio

| Orden (Nombre común) | Familia | Género | No. de individuos |
|-------------------------|----------------|------------------------|-------------------|
| Acarina (Ácaros) | Acarina2 | <i>Acarina2</i> | 14 |
| | Acarina4 | <i>Acarina4</i> | 26 |
| Sarcoptiformes (Ácaros) | Chirodiscidae | <i>Chirodiscidae1</i> | 56 |
| Mesostigmata (Ácaros) | Macronyssidae | <i>Macronyssidae1</i> | 1 |
| | Macronyssidae | <i>Parichoronyssus</i> | 4 |
| | Uropodidae | <i>Uropodidae1</i> | 1 |
| | Spinturnicidae | <i>Periglischrus</i> | 55 |
| Diptera (Moscas) | Streblidae | <i>Neotrichobius</i> | 4 |
| | Streblidae | <i>Speiseria</i> | 2 |
| | Streblidae | <i>Strebla</i> | 22 |
| | Streblidae | <i>Trichobioides</i> | 39 |
| | Streblidae | <i>Trichobius</i> | 84 |
| | Nycteribiidae | <i>Basilia</i> | 16 |
| Prostigmata (Ácaros) | Trombiculidae | <i>Neotrombicula</i> | 81 |

Cuadro 3. Prevalencia de la población general de murciélagos capturados en la Península de Osa para cada uno de los géneros de ectoparásitos encontrados.

| Familia de ectoparásito | Género de ectoparásito | Prevalencia general (%) |
|-------------------------|------------------------|-------------------------|
| Acarina2 | <i>Acarina2</i> | 1.06 |
| Acarina4 | <i>Acarina4</i> | 2.13 |
| Chirodiscidae | <i>Chirodiscidae1</i> | 20.21 |
| Macronyssidae | <i>Macronyssidae1</i> | 1.06 |
| | <i>Parichoronyssus</i> | 2.13 |
| Nycteribiidae | <i>Basilia</i> | 7.45 |
| Spinturnicidae | <i>Periglischrus</i> | 19.15 |
| Streblidae | <i>Neotrichobius</i> | 3.19 |
| | <i>Speiseria</i> | 2.13 |
| | <i>Strebla</i> | 12.77 |
| | <i>Trichobioides</i> | 8.51 |
| | <i>Trichobius</i> | 18.09 |
| Trombiculidae | <i>Neotrombicula</i> | 5.32 |
| Uropodidae | <i>Uropodidae1</i> | 1.06 |

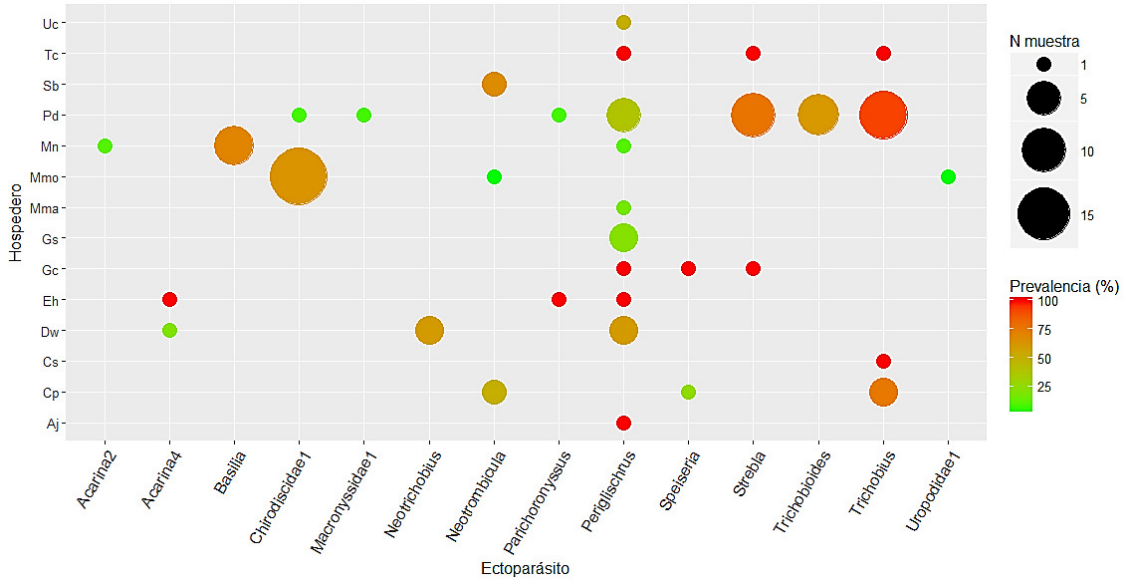


Figura 1. Diferencias en las prevalencias por especie de hospedero ($H = 24.40$, $p < 0.05$). Aj: *Artibeus jamaicensis*, Cp: *Carollia perspicillata*, Cs: *Carollia sowelli*, Dw: *Dermanura watsoni*, Eh: *Enchisthenes hartii*, Gc: *Glossophaga commissarisi*, Gs: *Glossophaga soricina*, Mma: *Mesophylla macconnelli*, Mmo: *Molossus molossus*, Mn: *Myotis nigricans*, Pd: *Phyllostomus discolor*, Sb: *Saccolpteryx bilineata*, Tc: *Trachops cirrhosus*, Uc: *Uroderma convexum*.



Figura 2. Prevalencia reportada según el gremio alimenticio de los hospederos ($H = 10.02$, $p < 0.05$).

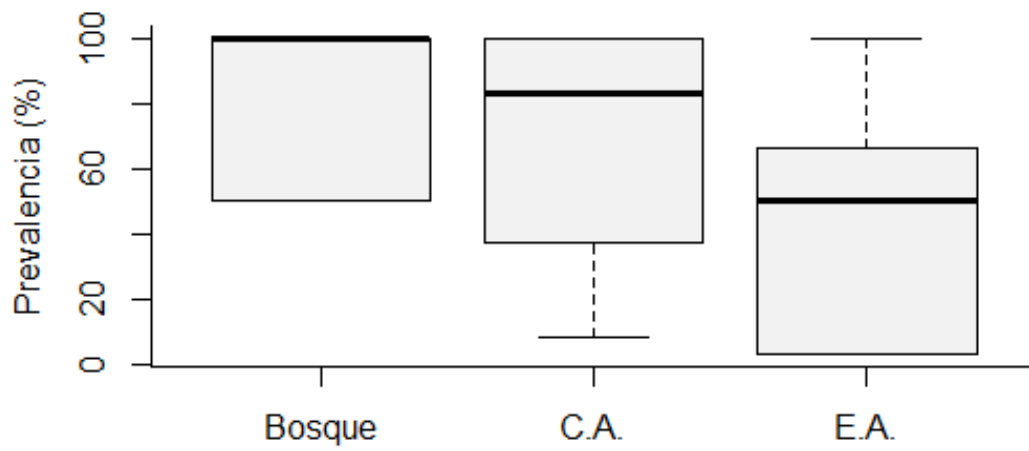


Figura 3. Prevalencia reportada según el lugar donde fueron capturados los hospederos. C.A.=Cuerpos de agua, E.A.= Estructura antropogénicas ($H= 4.73$, $p= 0.094$).

Cuadro 4. Intensidad de ectoparásitos reportados en las distintas especies de murciélagos capturados en estudio, e índice de especificidad reportado para cada una de las familias de ectoparásitos encontradas.

| Especie hospedera | Familia de ectoparásito | Género de ectoparásito | Intensidad | Std* | Var Std |
|---------------------------------|-------------------------|------------------------|------------|------|---------|
| <i>Myotis nigricans</i> | Acarina2 | <i>Acarina2</i> | 14 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Dermanura watsoni</i> | Acarina4 | <i>Acarina4</i> | 3 | 2.00 | 0.00 |
| <i>Enchisthenes hartii</i> | | | 23 | - | - |
| <i>Myotis nigricans</i> | Nycteribiidae | <i>Basilia</i> | 16 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Molossus molossus</i> | Chirodiscidae | <i>Chirodiscidae1</i> | 54 | 3.00 | 0.00 |
| <i>Phyllostomus discolor</i> | | | 2 | - | - |
| <i>Phyllostomus discolor</i> | Macronyssidae | <i>Macronyssidae1</i> | 1 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Dermanura watsoni</i> | Streblidae | <i>Neotrichobius</i> | 4 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Carollia perspicillata</i> | Trombiculidae | <i>Neotrombicula</i> | 4 | 3.00 | 0.00 |
| <i>Molossus molossus</i> | | | 1 | - | - |
| <i>Saccopteryx bilineata</i> | | | 76 | - | - |
| <i>Enchisthenes hartii</i> | Macronyssidae | <i>Parichoronyssus</i> | 3 | 2.00 | 0.00 |
| <i>Phyllostomus discolor</i> | | | 1 | - | - |
| <i>Artibeus jamaicensis</i> | Spinturnicidae | <i>Periglischrus</i> | 1 | 2.02 | 0.19 |
| <i>Dermanura watsoni</i> | | | 3 | - | - |
| <i>Enchisthenes hartii</i> | | | 9 | - | - |
| <i>Glossophaga commissarisi</i> | | | 2 | - | - |
| <i>Glossophaga soricina</i> | | | 7 | - | - |
| <i>Mesophylla macconnelli</i> | | | 2 | - | - |
| <i>Myotis nigricans</i> | | | 1 | - | - |
| <i>Phyllostomus discolor</i> | | | 24 | - | - |
| <i>Trachops cirrhosus</i> | | | 1 | - | - |
| <i>Uroderma convexum</i> | | | 5 | - | - |
| <i>Carollia perspicillata</i> | Streblidae | <i>Speiseria</i> | 1 | 2.00 | 0.00 |
| <i>Glossophaga commissarisi</i> | | | 1 | - | - |
| <i>Glossophaga commissarisi</i> | | <i>Strebla</i> | 1 | 2.00 | 0.00 |
| <i>Phyllostomus discolor</i> | | | 19 | - | - |
| <i>Trachops cirrhosus</i> | | | 2 | - | - |
| <i>Phyllostomus discolor</i> | | <i>Trichobioides</i> | 39 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Carollia perspicillata</i> | | <i>Trichobius</i> | 11 | 1.85 | 0.14 |
| <i>Carollia sowelli</i> | | | 1 | - | - |
| <i>Phyllostomus discolor</i> | | | 67 | - | - |

| Especie hospedera | Familia de ectoparásito | Género de ectoparásito | Intensidad | Std* | Var Std |
|---------------------------|-------------------------|------------------------|------------|------|---------|
| <i>Trachops cirrhosus</i> | | | 5 | - | - |
| <i>Molossus molossus</i> | Uropodidae | <i>Uropodidae1</i> | 1 | 0.00 | 0.00 |

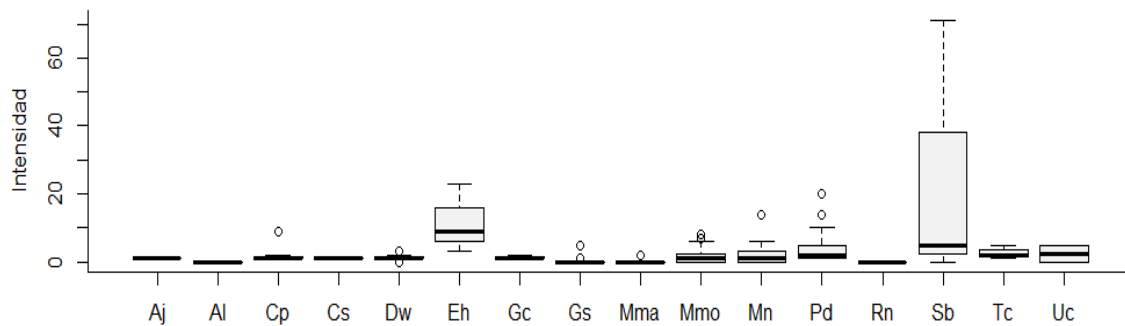


Figura 4. Diferencias en las cargas parasitarias (intensidad) promedio de las distintas especies de murciélagos ($H= 46.232$, $p<0.05$). Aj: *Artibeus jamaicensis*, Al: *Artibeus lituratus*, Cp: *Carollia perspicillata*, Cs: *Carollia sowelli*, Dw: *Dermanura watsoni*, Eh: *Enchisthenes hartii*, Gc: *Glossophaga commissarisi*, Gs: *Glossophaga soricina*, Mma: *Mesophylla macconnelli*, Mmo: *Molossus molossus*, Mn: *Myotis nigricans*, Pd: *Phyllostomus discolor*, Rn: *Rhynchonycteris naso*, Sb: *Saccopteryx bilineata*, Tc: *Trachops cirrhosus*, Uc: *Uroderma convexum*.

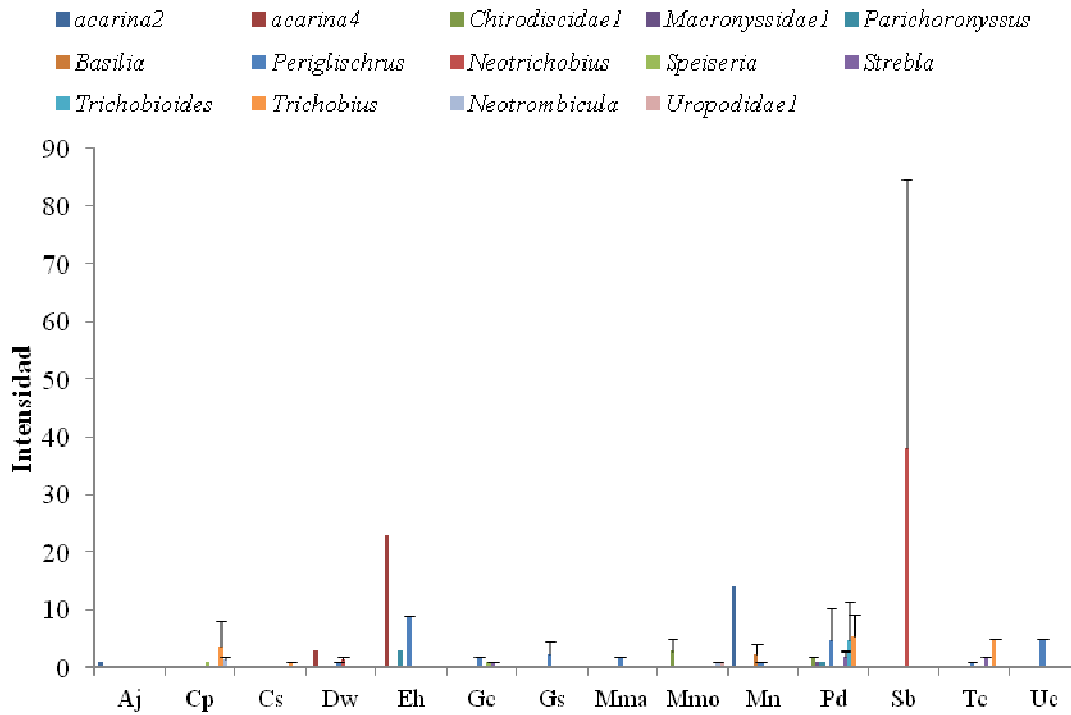


Figura 5. Intensidad promedio de los distintos géneros de ectoparásitos que conforman las cargas parasitarias (intensidad) en cada especie de hospedero. Aj: *Artibeus jamaicensis*, Al: *Artibeus lituratus*, Cp: *Carollia perspicillata*, Cs: *Carollia sowellii*, Dw: *Dermanura watsoni*, Eh: *Enchisthenes hartii*, Gc: *Glossophaga commissarisi*, Gs: *Glossophaga soricina*, Mma: *Mesophylla macconnelli*, Mmo: *Molossus molossus*, Mn: *Myotis nigricans*, Pd: *Phyllostomus discolor*, Rn: *Rhynchonycteris naso*, Sb: *Saccopteryx bilineata*, Tc: *Trachops cirrhosus*, Uc: *Uroderma convexum*.

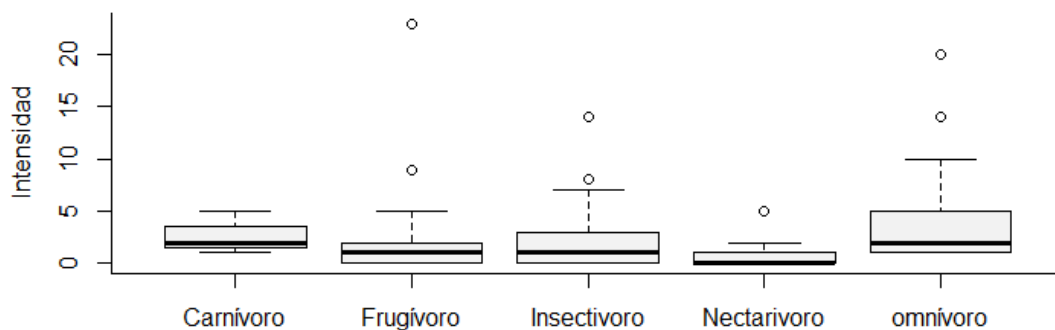


Figura 6. Diferencias en las cargas parasitarias (intensidad) de los distintos gremios alimenticios de murciélagos (H=27.819, $p < 0.05$).

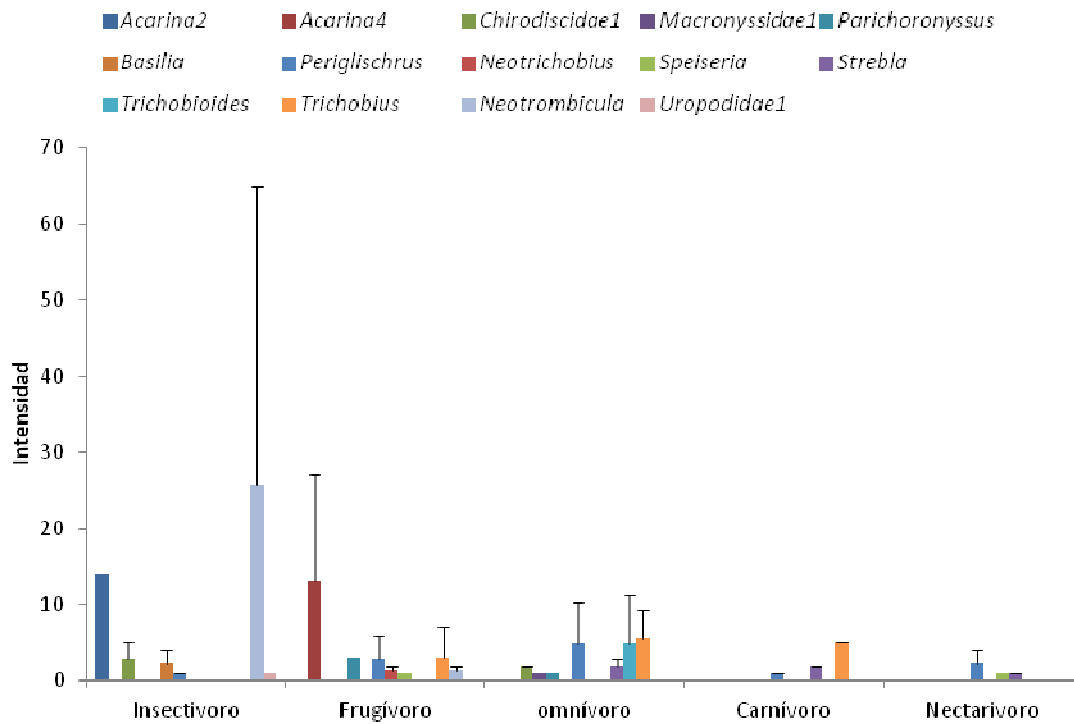


Figura 7. Intensidad promedio de los distintos géneros de ectoparásitos que conforman las cargas parasitarias (intensidad) en cada gremio alimenticio de murciélagos.

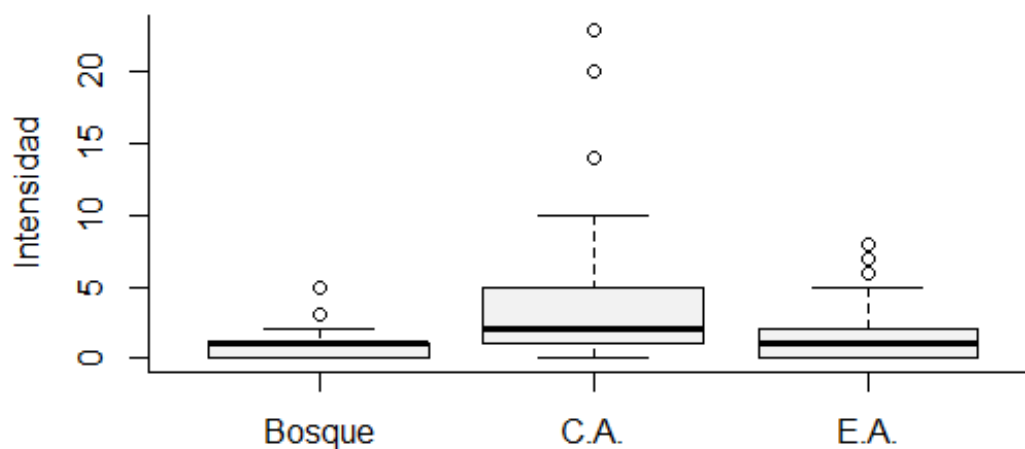


Figura 8. Diferencias en las cargas parasitarias (intensidad) de los individuos según el lugar donde fueron capturados. C.A.=Cuerpos de agua, E.A.= Estructura antropogénicas ($H= 16.76$, $p<0.05$).

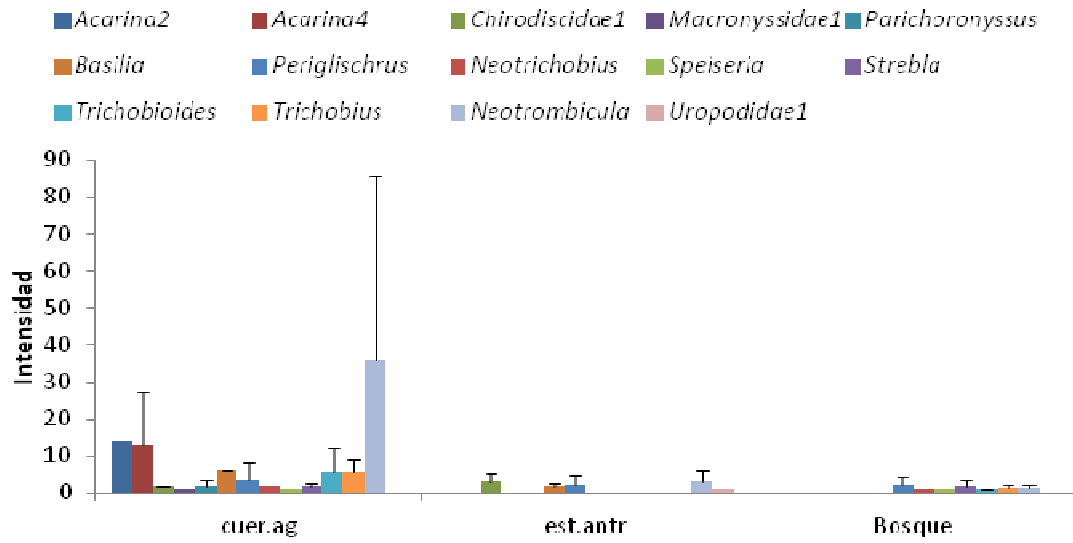


Figura 9. Géneros de ectoparásitos que conforman las cargas parasitarias (intensidad) de los individuos según el lugar donde fueron capturados.

Función y mantenimiento del policromatismo en la rana de hojarasca

Craugastor stejnegerianus

Sofía Granados-Martínez

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Sofy_2894@hotmail.com

El policromatismo es la coexistencia de variantes de patrones de coloración, entre sus funciones se encuentra la cripsis que a su vez funciona como estrategia antidepredatoria. En hábitats heterogéneos la interacción depredador-presa es compleja ya que la probabilidad de encuentro con una presa es diferente en distintas porciones del mismo hábitat. Se evaluó la relación entre la heterogeneidad en la coloración del fondo y el policromatismo de *C. stejnegerianus*, la eficiencia del policromatismo como estrategia antidepredatoria y el papel de la depredación en el mantenimiento de policromatismo. Se trabajó con dos poblaciones en sitios con diferente heterogeneidad del fondo y se hizo una clasificación de los patrones de coloración. Se colectaron ranas y el sustrato donde se encontraban, se midió la diferencia de color entre la rana y el sustrato. Se realizaron experimentos de depredación. La heterogeneidad del fondo no influyó en la cantidad de patrones de coloración, la coloración de la rana fue similar al sustrato en el que se encontró solamente en el sitio donde hubo mayor depredación, ahí la cantidad de patrones de coloración fue menor. El policromatismo puede actuar como estrategia antidepredatoria y la depredación podría jugar un papel importante en el mantenimiento de policromatismo.

Palabras clave: coloración críptica, heterogeneidad de hábitat, microhábitat, depredación, selección natural.

El polimorfismo en la coloración (policromatismo) es la coexistencia de dos o más variantes en el patrón de coloración, genéticamente influenciados (Ford 1945). El policromatismo se extiende tanto a grupos primitivos como recientes (Nevo 1973), en animales y plantas, ya sean de ambientes acuáticos o terrestres (White & Kemp 2016), lo que le da una gran importancia evolutiva (Nevo 1973). Son amplias las funciones atribuidas al policromatismo por ejemplo: señales sexuales, termorregulación, mutualismo, mimetismo, aposematismo y cripsis (White & Kemp 2016).

Esta última se refiere a la presencia de coloraciones o rasgos similares al sustrato, que hacen que el animal sea poco detectable en el hábitat (Blest 1963, Ozel & Stynoski 2011). Se dice que es principalmente una adaptación contra la detección visual de los depredadores (Endler 1978, Merilaita *et al.* 1999). Es expandida la idea de que el policromatismo funciona como estrategia antidepredatoria, sin embargo esta hipótesis ha sido poco evaluada (Karpestam *et al.* 2016), a pesar de esto es cierto que existe una presión de selección sobre especies que tienen depredadores que se orientan visualmente por las características de formas y colores aprendidas de sus presas (Rand 1967).

De todos modos, si hay especies policromáticas que utilizan este rasgo como estrategia de cripsis, la interacción depredador-presa se ve afectada. Esto debido a que la búsqueda de diferentes formas, coloraciones y patrones en un medio donde la presa se confunde con el hábitat; impide eficiencia visual del depredador y puede incrementar la supervivencia de la presa (Karpestam *et al.* 2014). El efecto de la comunidad de depredadores y su relación con el mantenimiento de policromatismo ha recibido poca atención (Nokelainen *et al.* 2014) y no se sabe mucho sobre cómo influye el patrón de coloración en la detección de especies polimórficas (Karpestam *et al.* 2016),

Esta interacción se vuelve aún más compleja en hábitats heterogéneos, donde la probabilidad de encuentro con una presa es diferente en distintas porciones del mismo hábitat y puede aumentar el riesgo de depredación, ya que la cripsis es específica de cada fondo y por lo tanto la heterogeneidad del fondo compromete la efectividad del camuflaje (Merilaita *et al.* 1999, Ruxton *et al.* 2004, Merilaita & Tullberg 2005). La heterogeneidad de hábitat puede influenciar en como los depredadores lidian con las señales en diferentes contextos (Bond & Kamil 2006, Mallet 2010). Dada la interacción entre la detección de presas-policromatismos-cripsis, los riesgos específicos a la proporción de microhábitats pueden llevar a diferencias de coloración y patrones en diferentes poblaciones (Merilaita *et al.* 1999).

Los anuros en general presentan mucho policromatismo (White & Kemp 2016), y es particularmente común en ranas de hojarasca donde se relaciona principalmente con la estrategia de cripsis (Savage 2002). En la rana de hojarasca *Craugastor stejnegerianus* (Cope, 1893) se ha observado un gran policromatismo tanto en color como en el patrón de coloración dorsal (obs. pers.). El objetivo de este trabajo es evaluar la posible relación entre la heterogeneidad en la coloración del fondo y el policromatismo. Además evaluar la eficiencia del policromatismo como estrategia antidepredatoria en *C. stejnegerianus* y el papel de la depredación en el mantenimiento de policromatismo. Se espera que la mayor heterogeneidad en la coloración del fondo dé lugar a una mayor cantidad de patrones de coloración. Asimismo, se espera que las ranas policromáticas independientemente del patrón de coloración o heterogeneidad en la coloración del fondo se encuentren en hojas que las hagan ver crípticas para los depredadores.

Materiales y Métodos

Especie de estudio- La especie de estudio es la rana *Craugastor stejnegerianus*, una rana de hojarasca, que se puede encontrar durante la mañana y tarde forrajeando activamente. Se puede encontrar en bosques húmedos de tierras bajas, bosques secundarios, plantaciones o pastos (Savage 2002). La coloración es principalmente café, pero varían en tono y el patrón de coloración dorsal también puede variar (Savage 2002). En una misma población se pueden encontrar dorsos uniformes o moteados, con o sin verrugas, con líneas laterales o centrales, gruesas o delgadas, con o sin máscara. Debido a su coloración críptica y su comportamiento asociado a la coloración, es difícil de observar a simple vista. Sin embargo, una vez que la hojarasca es perturbada, la rana brinca dando un salto a no más de aproximadamente 40 cm, generalmente da un solo salto si la perturbación se detiene (obs. pers.), de manera que es posible observar de dónde la rana brincó.

Sitio de estudio- El trabajo se realizó del 28 de enero al 7 de febrero, 2017, en la comunidad de Aguabuena en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica (8°42'1.60"N, 83°30'50.40"W; 70 msnm). Esta comunidad se encuentra dentro de la zona de vida bosque muy húmedo tropical, que presenta temperaturas que van de 24 a 30 °C, con precipitaciones de 4000 a 8000 mm (Ortíz-Malavasi 2014).

Colecta de individuos- Con el fin de comparar la cantidad de morfos según la heterogeneidad de coloración del fondo, se trabajó con dos poblaciones de dos sitios: un cacaotal abandonado y un parche de bosque en regeneración. Se colectaron individuos de *C. stejnegerianus* durante seis días, de los cuales tres se dedicaron a coleccionar en un Cacaotal y tres en un bosque en regeneración. La colecta se llevó a cabo en horas de la mañana, de 0900 a 1200 h y en horas de la tarde de las 1400 a 1630.

La colecta consistió en caminar lentamente por el sitio observando cuidadosamente cuando una rana brincaba, una vez identificada la rana, se colectaba. Se colectó la hoja donde la rana se encontraba al momento del brinco, esto correspondiente al sustrato. Cuando no fue posible identificar el sitio de dónde brincó, no se colectó la rana.

Para evitar pseudorréplicas, las ranas colectadas se mantuvieron en el laboratorio, y fueron liberadas al final del periodo del estudio. Cada rana se mantuvo en un envase de plástico, cubierto en la parte superior con tela perforada para permitir entrada de aire. En el envase se introdujo un algodón húmedo y hojarasca para proporcionar humedad. Cada rana se alimentó una vez con moscas del género *Drosophila*. A cada individuo se le determinó el sexo, y se tomaron medidas de la longitud hocico-ano (mm).

Patrón de coloración- Para hacer una clasificación de los patrones de coloración de *C. stejnegerianus*, se tomó una fotografía del dorso de cada individuo con el fin de describir los patrones de coloración en cada sitio. Se identificaron cinco características importantes que fueron utilizadas para realizar la clasificación de los patrones de coloración: dos de ellas relacionadas al color dominante en el dorso de la rana: presencia de manchas irregulares o color uniforme, las otras tres relacionadas con la presencia de líneas verticales en alguna parte del dorso: central, laterales y múltiples líneas. También se identificó la presencia de máscaras laterales que van desde el hocico hasta la base de las patas delanteras, sin embargo esta característica no fue tomada en cuenta para la clasificación para disminuir la cantidad de patrones, esto ya que se notó que en todos los patrones podía o no estar presente.

Colecta de hojarasca- Para categorizar las coloraciones presentes en la hojarasca y relacionarlo con la heterogeneidad del fondo se realizó un muestreo de la hojarasca presente en cada sitio. Se realizaron cuadrículas de 1 x 1 m, para elegir el sitio de cada cuadrícula se caminó sobre el sendero y cada 10 m se realizaba una cuadrícula a 10 m dentro del sendero. Para tener una mejor representación de toda la coloración del fondo, las cuadrículas se realizaron alternando los lados: izquierdo y derecho del sendero.

Medición del color- La medición del color se llevó a cabo utilizando una herramienta para la calibración y análisis de color en imágenes disponible en Image J (Troscianko & Stevens 2015a). A cada rana colectada se le tomó una fotografía sobre el sustrato donde fue encontrada. Las hojas colectadas de la hojarasca primero se categorizaron visualmente por colores, y de cada grupo de hojas se fotografió una muestra de cinco hojas. Las fotos se tomaron utilizando una hoja de papel blanco como fondo y bajo las mismas condiciones de luz artificial, esto para evitar que diferencias en luminosidad causaran mediciones erróneas en el color. Se tomaron fotos con dos cámaras: Nikon 5100 y Sony cyber shot DSC 400.

La herramienta utilizada para medir el color permite extraer información de reflectancia de imágenes espectrales creadas a partir de una fotografía. Una sola imagen espectral corresponde a un grupo de imágenes capturadas a diferentes longitudes de onda, por ejemplo, la imagen espectral de una imagen RGB corresponde a tres imágenes capturadas en rojo, verde y azul (Troscianko & Stevens 2015b), estas son las imágenes que se analizan posteriormente. Las imágenes espectrales pueden ser creadas a partir de fotografías en formato RAW (Troscianko & Stevens 2015a) o JPG (Troscianko com. pers.), sin embargo, este último formato precisa de un modelo de calibración que permita linearizar la imagen y convertirla en una con contenido similar al formato RAW (Troscianko com. pers.). Debido a que las fotografías que se tomaron son en formato JPG fue necesario crear dos modelos de linearización, uno por cada cámara utilizada. Para crear los modelos, fue necesario tomar una fotografía a un juego de estándares de grises con valores de reflectancia conocidos, se utilizó el Colorchecker Passport (Xwrite) y los

valores de reflectancia se midieron con un espectrómetro USB2000 (ocean optics). La herramienta brinda diferentes opciones de modelos, el modelo de calibración elegido para ambas cámaras fue el que utiliza la ecuación JT, la cual fue creada para ajustar el inverso del modelo Gamma, y parece ser el mejor ajuste en la mayoría de los casos (Troscianko com. pers.).

Del total de individuos, 65 fueron tomados en cuenta para el análisis de coloración, 30 individuos del bosque y 35 en el cacaotal. Se midió el color dominante en el dorso de la rana, el color del sustrato donde se encontró la rana y de la hojarasca colectada en cada sitio. Se obtuvieron medidas objetivas de la reflectancia, correspondientes a un valor para cada banda de color RGB. Estas tres mediciones están fuertemente correlacionadas (Cuadro 1), por lo que se realizó un análisis de componentes principales para obtener un solo valor del componente principal 1 para cada una de las mediciones, esto debido a que las tres mediciones aportan a este componente (Cuadro 2).

Para evaluar si la rana se encuentra en sustratos que la hacen ver críptica a pesar de la heterogeneidad en la coloración del fondo, se midió la diferencia absoluta entre el color de la rana y el color del sustrato donde se encontró (DRS) y se comparó con la diferencia absoluta entre el color de la rana y el fondo (DRF), para esto se comparó el color de la rana con cada una de las hojas de la hojarasca del sitio donde fue colectada.

Experimentos de depredación- Se realizaron experimentos para evaluar la intensidad de depredación en cada uno de los sitios, y en relación al color del sustrato. Se utilizaron modelos de plasticina de color café, debido a la gran variedad de coloración y patrón dorsal, se eligió un solo color y patrón liso para elaborar los modelos. El tono fue elegido al azar entre los tonos de café que fueron observados. Se realizaron experimentos pareados, que consistieron en colocar dos modelos con 1 m de distancia entre ellos y diferente color del sustrato, un modelo fue colocado sobre una hoja similar al color del modelo simulando un contraste bajo, y el otro modelo se colocó sobre una hoja con el color más diferente encontrado alrededor, simulando contraste alto (Fig. 1). Se colocaron diez parejas en cada uno de los dos sitios de muestreo, para un total de 40 modelos. Entre cada pareja se calculó que hubiera como mínimo 10 m de distancia. Una vez colocados los modelos, se revisó cada pareja por los siguientes dos días, en busca de marcas de depredación. Los modelos se retiraron al tercer día después de haberlos colocado.

Análisis de datos- Se realizó una T de student para determinar si la longitud hocico ano es diferente entre sitios y entre sexo. Mediante una prueba de Mann-Whitney se analizó si DRS difería entre sitios, además para analizar si había diferencia entre DRS y DRH se realizó una prueba de Wilcoxon. Mediante pruebas de chi cuadrado de Pearson (aplicando la corrección de Yates) se analizó si la heterogeneidad de coloración del fondo y la cantidad de patrones de coloración fue diferente entre sitios. Se realizó una prueba G para analizar si la depredación fue diferente entre sitios.

Resultados

Se capturó un total de 74 individuos. 36 en el bosque y 38 en el cacaotal. No se encontraron diferencias en la longitud hocico ano entre sitios ($t=0.114$, $gl=57.056$, $p=0.910$, fig. 2) ni entre sexos ($t=-1.131$, $gl=57.927$, $p=0.263$, Fig. 3). Solamente en el bosque las ranas fueron encontradas en sustratos más similares al color del dorso ($U_{min}=342$, $z=-2.402$, $n_1=30$, $n_2=35$, $p=0.016$). En el bosque además DRF fue mayor que DRS (Wilcoxon: $W=422$, $z=3.898$, $n=30$, $p<0.01$, Fig. 4), esto no sucedió en el cacaotal donde DRF y DRS no fueron diferentes ($W=341$, $z=0.426$, $n=35$, $p=0.670$, Fig. 4).

Se presentó mayor cantidad de coloraciones en el bosque (Fig. 5), donde se identificaron 18 coloraciones diferentes, mientras que en el cacaotal solamente fueron identificadas 12 (Fig. 6), sin embargo la cantidad de coloraciones no fue diferente entre sitios ($X^2=0.833$, $gl=1$, $p=0.361$). Tanto en el bosque como en el cacaotal, las categorías de hojarasca que se definieron son principalmente color café (Figs. 5 y 6), pero al cuantificar la coloración se observa una gran variación de los tonos (Fig. 7).

La mayor cantidad de patrones de coloración se presentó en cacaotal (Cuadro 3, Figs. 8, 9), con un total de nueve patrones, mientras que en el bosque solamente se encontró seis, aunque estadísticamente no hubo diferencias ($X^2=0.266$, $gl=1$, $p=0.605$). Se clasificó un total de 10 patrones en las dos poblaciones estudiadas de *C. stejnegerianus*, ya que algunos patrones fueron compartidos entre las dos poblaciones. El alto número de patrones se debe a que las características utilizadas para la clasificación de patrones pueden estar solas o presentar diferentes combinaciones. La coloración del dorso es principalmente café pero con una alta variación en el tono (Figs. 8, 9).

Se presentaron diferentes marcas de depredación en los modelos colocados, sin embargo las que se tomaron en cuenta para el análisis fueron las de aves, que son cazadoras visuales (Fig. 10). En el bosque se presentó mayor depredación (Fig. 11, $G=8.653$, $gl=2$, $p=0.01$), y no hubo diferencia en depredación según el color del sustrato. De hecho la depredación en este sitio se dio principalmente en ambas ranas de la pareja, caso contrario en el cacaotal donde en la mitad de las parejas no se dio depredación y en las que sí ocurrió, se dio solamente en una rana de la pareja (Fig. 11) y no necesariamente en la rana con sustrato de mayor contraste (datos no mostrados).

Discusión

En general, los resultados obtenidos en cada uno de los experimentos, sugieren un rol importante del policromatismo como estrategia antidepredatoria y de la depredación en el mantenimiento del policromatismo en *C. stejnegerianus*. Los principales resultados fueron: la heterogeneidad de la coloración del fondo no influyó en la cantidad de morfos en las dos poblaciones, la coloración dorsal de la rana fue más similar al sustrato en el que se encontró que a los demás sustratos disponibles solamente en el sitio donde hubo mayor depredación, la cantidad de patrones de coloración dorsal fue mayor en el sitio con menos depredación.

El policromatismo puede estar funcionando como estrategia antidepredatoria al ser las ranas crípticas al menos en bosque, ahí la depredación fue mayor y las ranas se encontraron en sustratos similares al de su coloración dorsal. Es posible que en el bosque los depredadores se encarguen de eliminar las coloraciones que no calzan con el color del sustrato, evidenciando el papel de la coloración como estrategia de crípsis. En este sitio también se encontró menor cantidad de patrones de coloración dorsal, existe la posibilidad de que en el bosque los depredadores mantengan el policromatismo por medio de depredación visual selectiva, que elimina a los morfos que no son crípticos, como sucede de manera parcial en *Acris crepitans*, *A. gryllus* (Nevo 1973) y *Pseudacris triseriata* (Tordoff 1980).

Esta relación entre depredación-coloración-crípsis se puede ver de manera opuesta en el cacaotal. Ahí la depredación fue muy poca y la coloración dorsal de la rana no fue similar ni al sustrato ni a las demás hojas de la hojarasca, es posible que al haber poca depredación, no haya una selección de morfos no crípticos y que por el contrario sea la causa de una mayor cantidad de patrones de coloración a pesar de menor heterogeneidad en la coloración del fondo. La relación entre la intensidad de depredación

y patrones de coloración se ha demostrado antes en el pez *Poecilia reticulata* (Endler 1980).

En este estudio la heterogeneidad del fondo no tuvo relación con la cantidad de patrones de coloración, esto a pesar de que se sabe que la evolución de la crípsis está restringida por la heterogeneidad del fondo (Merilaita *et al.* 2001, Ruxton *et al.* 2004, Schaefer & Stobbe 2006). Esto puede deberse a que no es posible saber si todas las coloraciones del fondo están también disponibles en la población de *C. stejnegerianus*. Este problema se debe principalmente a que como sucede en la mayoría de los casos, las bases genéticas del policromatismo de *C. stejnegerianus* no son conocidas dada la alta complejidad (Rio *et al.* 2015). Además, tampoco se conoce si esta especie es capaz de cambiar de color de acuerdo al color del sustrato, como sucede en las ranas *Acris crepitans* (Nevo 1973) e *Hyla regilla* (Wente & Phillips 2003). Este no fue uno de los objetivos de este estudio, pero es un factor importante que puede jugar un papel fundamental en la interacción policromatismo-crípsis-depredación.

En los experimentos de depredación no se encontró efecto del color del sustrato sobre la depredación de los modelos. Esto puede deberse a que el sustrato en el que se colocó cada modelo se eligió de acuerdo a lo que en el momento de colocarlo se veía contrastante o no, y no se tomó en cuenta la cantidad de luz a la hora de colocar los modelos, un factor muy importante ya que las variaciones temporales en condiciones de luz pueden alterar como los depredadores perciben a la presa (Endler 1991). Además por esta razón no fue posible medir el color del modelo y del sustrato donde se colocó para tener una medida del contraste real que representaba cada tratamiento, esto debido a que la variación en las condiciones de luz en las fotografías también pueden causar mediciones erróneas de la coloración (Troscianko & Stevens 2015a).

No se sabe si hay contacto entre las dos poblaciones de estudio, existe la posibilidad de que los patrones de coloración en ambos sitios sean los mismos y que dada la gran variación las diferencias encontradas se deben solo al poco número de muestra con el que se trabajó. Sin embargo se sabe que la variación espacial y temporal también puede ayudar a mantener el polimorfismo (Rio *et al.* 2015, White & Kemp 2016) y que la selección puede operar en pequeñas escalas generando mosaicos que promueven el policromatismo (Nokelainen *et al.* 2014). Por lo tanto aunque haya contacto entre las poblaciones, diferentes condiciones de depredación o disponibilidad de sustrato pueden llevar a las diferencias encontradas en este estudio.

Es beneficioso combinar el policromatismo con la crípsis ya que así se reduce la tasa de detección en las presas camufladas (Karpestam *et al.* 2016) debido a que los depredadores que se guían visualmente frecuentemente memorizan y forman imágenes de búsqueda (White & Kemp 2016). Si la presa es polimórfica y además se confunde con el medio, la cantidad de tiempo que se dedica a buscar a una presa aumenta conforme aumenta el número de morfos (Karpestam *et al.* 2016). Sin embargo, no puede dejarse de lado el hecho de que el mantenimiento de polimorfismos también requiere de otros procesos como selección sexual (White & Kemp 2016) y que las determinantes de una coloración pueden actuar solas o en conjunto (Endler 1978, Maan & Cummings 2009, Willink *et al.* 2013).

En conclusión, los resultados obtenidos sugieren que el policromatismo presente en *C. stejnegerianus* puede estar actuando como estrategia antidepredatoria y que la depredación podría jugar un papel importante en el mantenimiento del policromatismo, además que la heterogeneidad de la coloración del fondo, por sí sola no puede explicar la variación en los patrones de coloración, dada la falta de conocimiento de las bases genéticas de este policromatismo. Son necesarios más estudios para determinar si existe

alguna dominancia de coloraciones/patrones en relación con el color de la hojarasca, depredación o selección sexual. Dada la alta variación en los patrones de color es necesario mucho esfuerzo de muestreo para contestar esta pregunta, y realizar un diseño experimental que permita contestar esta pregunta directamente, no solamente a partir de experimentos aislados.

Agradecimientos

A Federico Bolaños por toda su ayuda antes, durante y después del trabajo de campo y en el análisis de datos. Adriana Arce, Sol Hidalgo, Carolina Sheridan por su ayuda con la elaboración de los modelos. Yanil Bravo y Jose Valverde me facilitaron las cámaras con las que tome las fotografías. A Joylon Troscianko por su ayuda en el análisis de imágenes. A Eduardo Chacón y Luis Sandoval, por su ayuda durante el proyecto y en el análisis de datos.

Bibliografía

- Blest, A. D. 1963. Relations between moths and predators. *Nature* 197: 1046-1047.
- Bond, A.B. & A. C. Kamil. 2006. Spatial heterogeneity, predator cognition, and the evolution of color polymorphism in virtual prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:3214–3219.
- Endler, J. A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology* 11:319-364.
- Endler, J. A. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34(1):76-91.
- Endler, J.A. 1991. Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under different visual conditions. *Vision Research* 31: 587–608.
- Ford, E. B. 1945. Polymorphism. *Biological Reviews* 20: 73–88.
- Karpestam, E., S. Merilaita & A. Forsman. 2014. Natural levels of colour polymorphism reduce performance of visual predators searching for camouflaged prey. *Biological Journal of the Linnean Society* 112(3):546-555.
- Karpestam, E., S. Merilaita, & A. Forsman. 2016. Colour polymorphism protects prey individuals and populations against predation. *Scientific Reports* 6(1).
- Maan, M. & M. Cummings. 2009. Sexual dimorphism and directional sexual selection on aposematic signals in a poison frog. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(45):19072-19077.
- Mallet, J. 2010. Shift happens! Shifting balance and the evolution of diversity in warning colour and mimicry. *Ecological Entomology* 35:90–104.
- Merilaita, S. & B. Tullberg. 2005. Constrained camouflage facilitates the evolution of conspicuous warning coloration. *Evolution* 59(1): 38-45.
- Merilaita, S., J. Tuomi & V. Jormalainen. 1999. Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biological Journal of the Linnean Society* 67:151-161.
- Merilaita, S., A. Lyytinen & J. Mappes, J. 2001 Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat. *Proceedings of The Royal Society B* 268: 1925–1929.
- Nevo, E. 1973. Adaptive color polymorphism in cricket frogs. *Evolution* 27(3):353.

- Nokelainen, O., J. Valkonen, C. Lindstedt & J. Mappes. 2014. Changes in predator community structure shifts the efficacy of two warning signals in Arctiid moths. *Journal of Animal Ecology* 83: 598–605.
- Ortíz-Malavasi, E. 2014. *Atlas digital de Costa Rica 2014*. Cartago, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica
- Ozel, L. & J. Stynoski. 2011. Differences in escape behavior between a cryptic and an aposematic litter frog. *Journal of Herpetology* 45(3): 395-398.
- Rand, A. S. 1967. Predator-prey interactions and the evolution of aspect diversity. *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica* 5: 73-83.
- Rio, J., J. Pierre, P. Gouar & A. Atlan. 2015. Temporal fluctuations in the environment and intra-specific polymorphism: A model simulating the flowering phenology of gorse (*Ulex europaeus*). *Ecological Modelling* 306:76-85.
- Ruxton, G. D., T. N. Sherratt & M. Speed. 2004. *Avoiding attack. The evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Savage, J. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between Two Continents between Two Seas*. Chicago: University of Chicago Press.
- Schaefer, H. M. & N. Stobbe. 2006. Disruptive coloration provides camouflage independent of background matching. *Proceedings of The Royal Society* 273: 2427–2432.
- Tordoff, W. 1980. Selective predation of gray jays, *Perisoreus canadensis*, upon boreal chorus frogs, *Pseudacris triseriata*. *Evolution* 34(5):1004-1008.
- Troscianko, J. & M. Stevens. 2015a. Image calibration and analysis toolbox – a free software suite for objectively measuring reflectance, colour and pattern. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1320-1331.
- Troscianko, J. & M. Stevens. 2015b. Image calibration and analysis toolbox. User guide.
- Wente, W. & J. Phillips. 2003. Fixed green and brown color morphs and a novel color changing morph of the pacific tree frog *Hyla regilla*. *American Naturalist* 162(4):461-473.
- White, T. & D. Kemp. 2016. Colour polymorphism. *Current Biology* 26(13):R517-R518.
- Willink, B., E. Brenes-Mora, F. Bolaños & H. Pröhl. 2013. Not everything is black and white: color and behavioral variation reveal a continuum between cryptic and aposematic strategies in a polymorphic poison frog. *Evolution* 67: 2783–2794.

Cuadros y figuras

Cuadro 1. Correlaciones entre las tres mediciones de color obtenidas de las imágenes espectrales creadas en Image J.

| Color | Azul | Verde |
|-------|-------|-------|
| Rojo | 0.842 | 0.940 |
| Verde | 0.932 | 1.000 |

Cuadro 2. Correlaciones entre las tres mediciones de color obtenidas de las imágenes espectrales creadas en Image J.

| Color | Componente 1 | Componente 2 |
|-------|--------------|--------------|
| Rojo | -0.57 | 0.69 |
| Verde | -0.59 | |
| Azul | -0.57 | -0.72 |

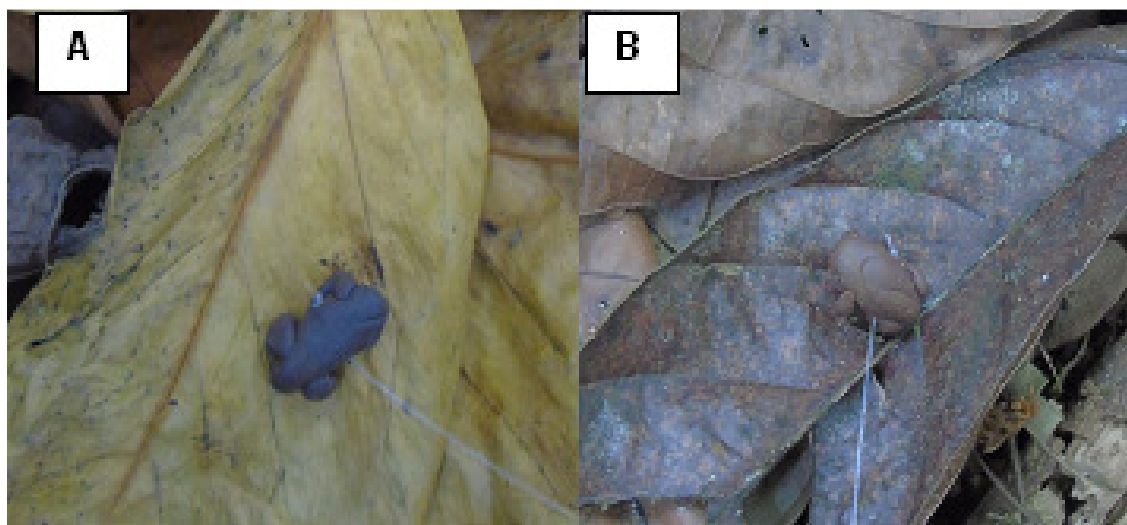


Figura 1. Modelos de plasticina colocados en los sitios de muestreo (bosque y cacaotal) para realizar experimentos de depredación. Se colocaron los modelos en hojas de diferente color para evaluar la depredación en relación al color del sustrato. A: contraste alto, B: contraste bajo.

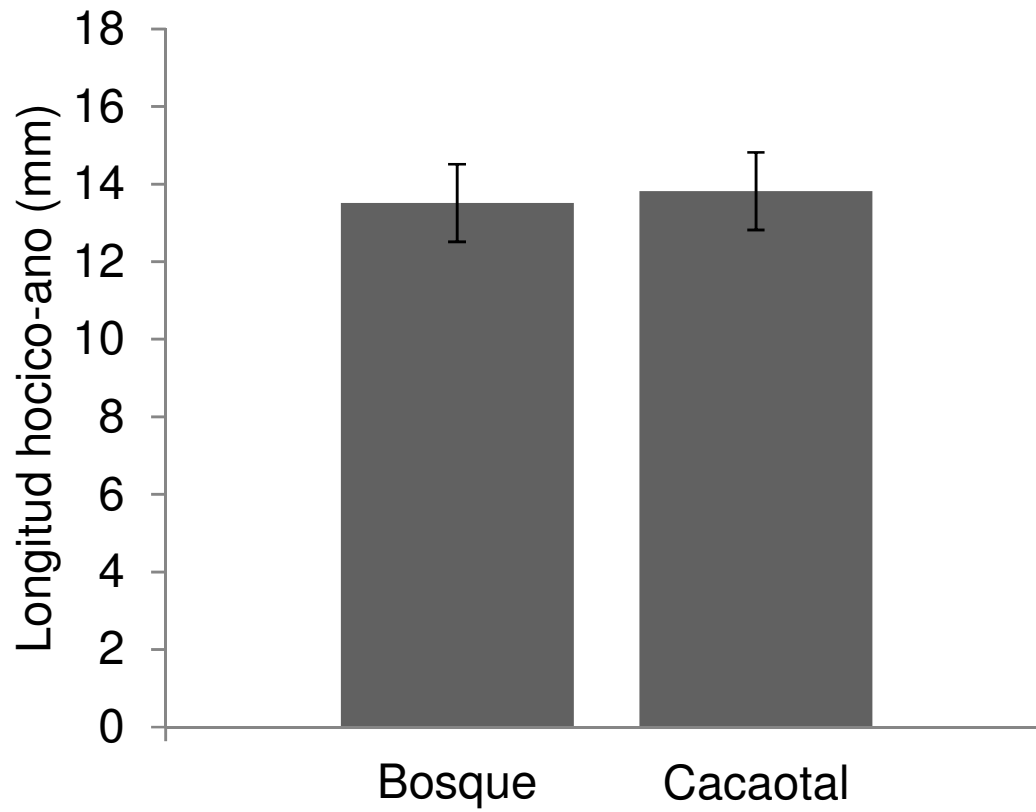


Figura 2. Promedio (\pm desv. est) de la longitud hocico-ano de individuos de dos poblaciones de *Craugastor stejnegerianus* localizadas en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

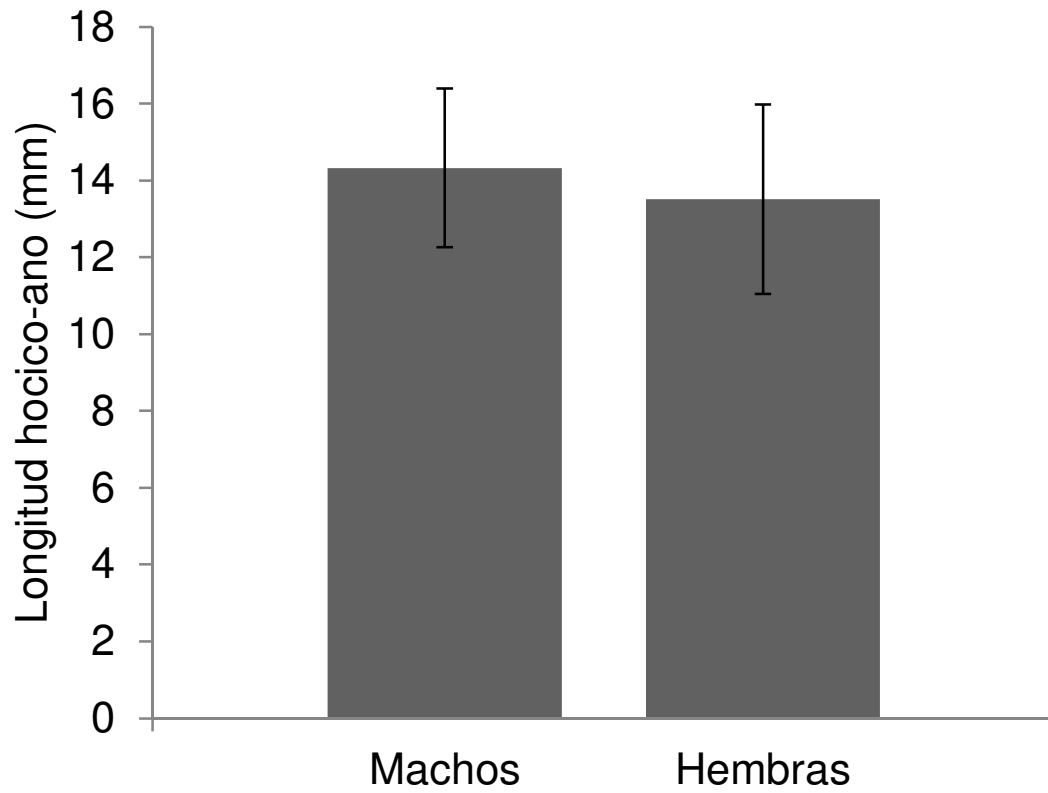


Figura 3. Promedio (\pm desv. est) de la longitud hocico-ano de machos y hembras de *Craugastor stejnegerianus* pertenecientes a dos poblaciones localizadas en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

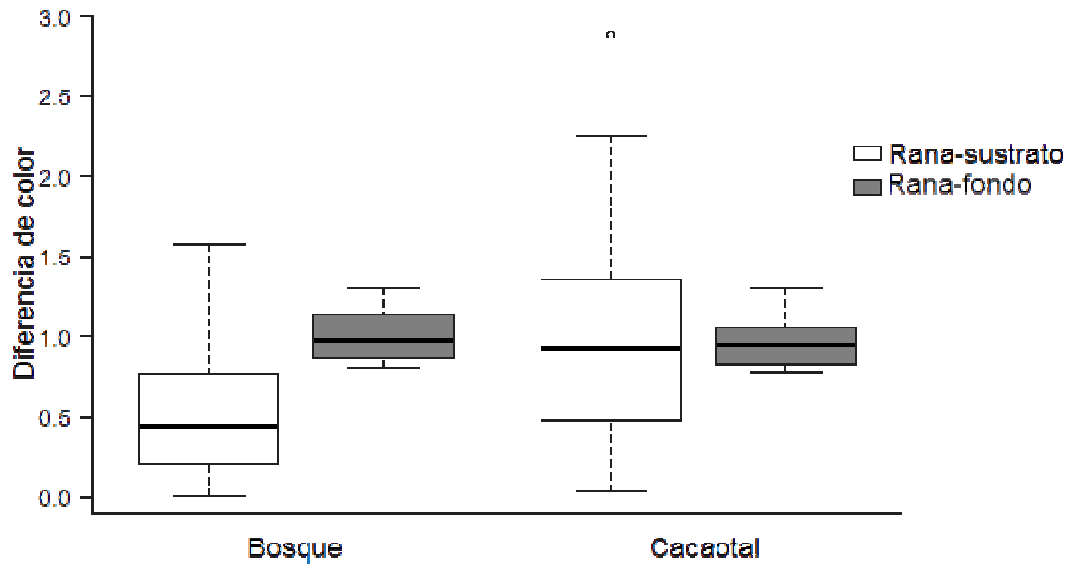


Figura 4. Mediana, dispersión de los datos y valores extremos de la diferencia de color entre la rana *Craugastor stejnegerianus* y el color del sustrato donde se encontró (Rana-sustrato), y diferencia absoluta entre el color de la rana y cada una de las hojas en la hojarasca en el sitio donde fue colectada (Rana-fondo).

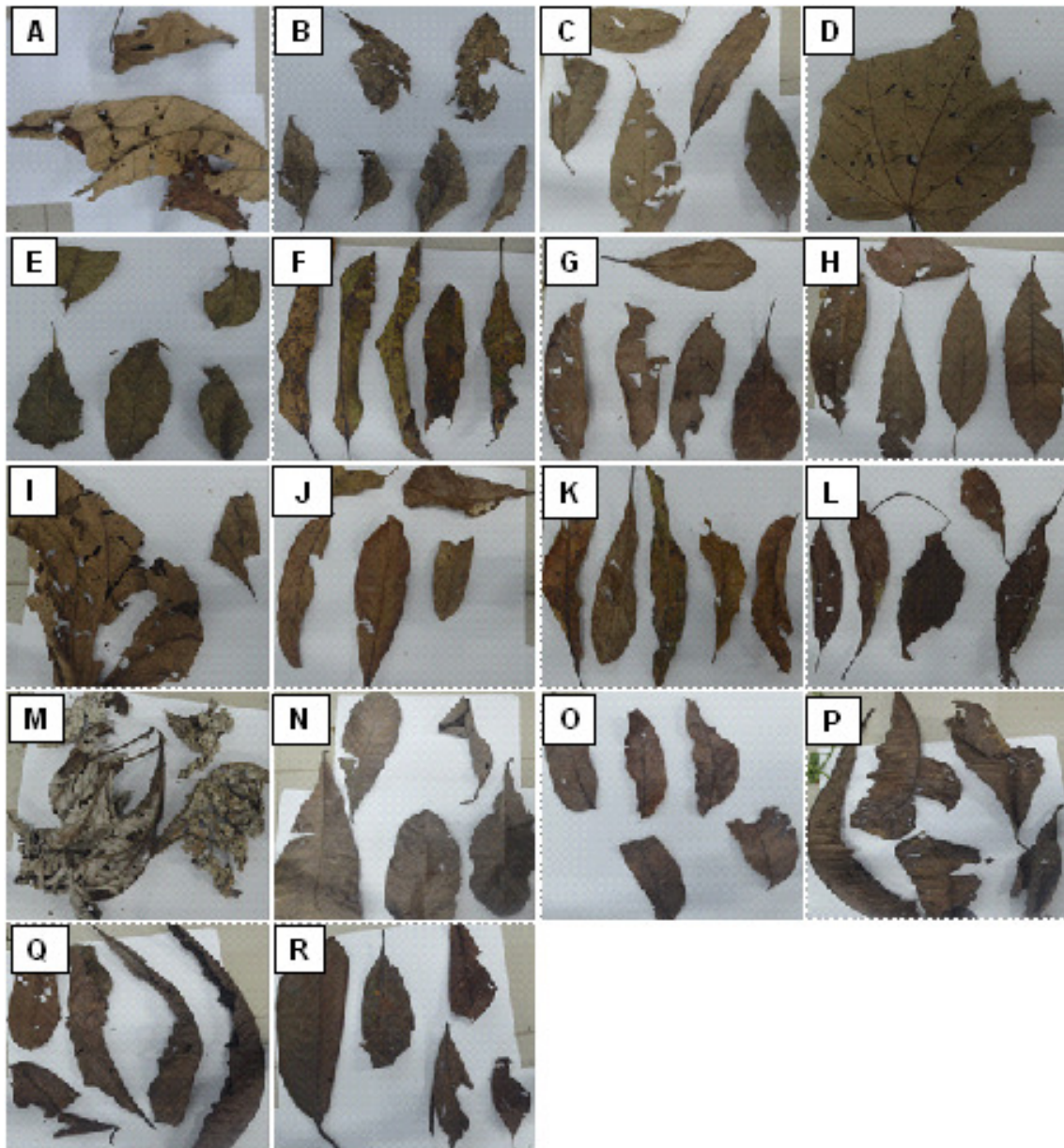


Figura 5. Categorización visual de la coloración de la hojarasca de un bosque en regeneración en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

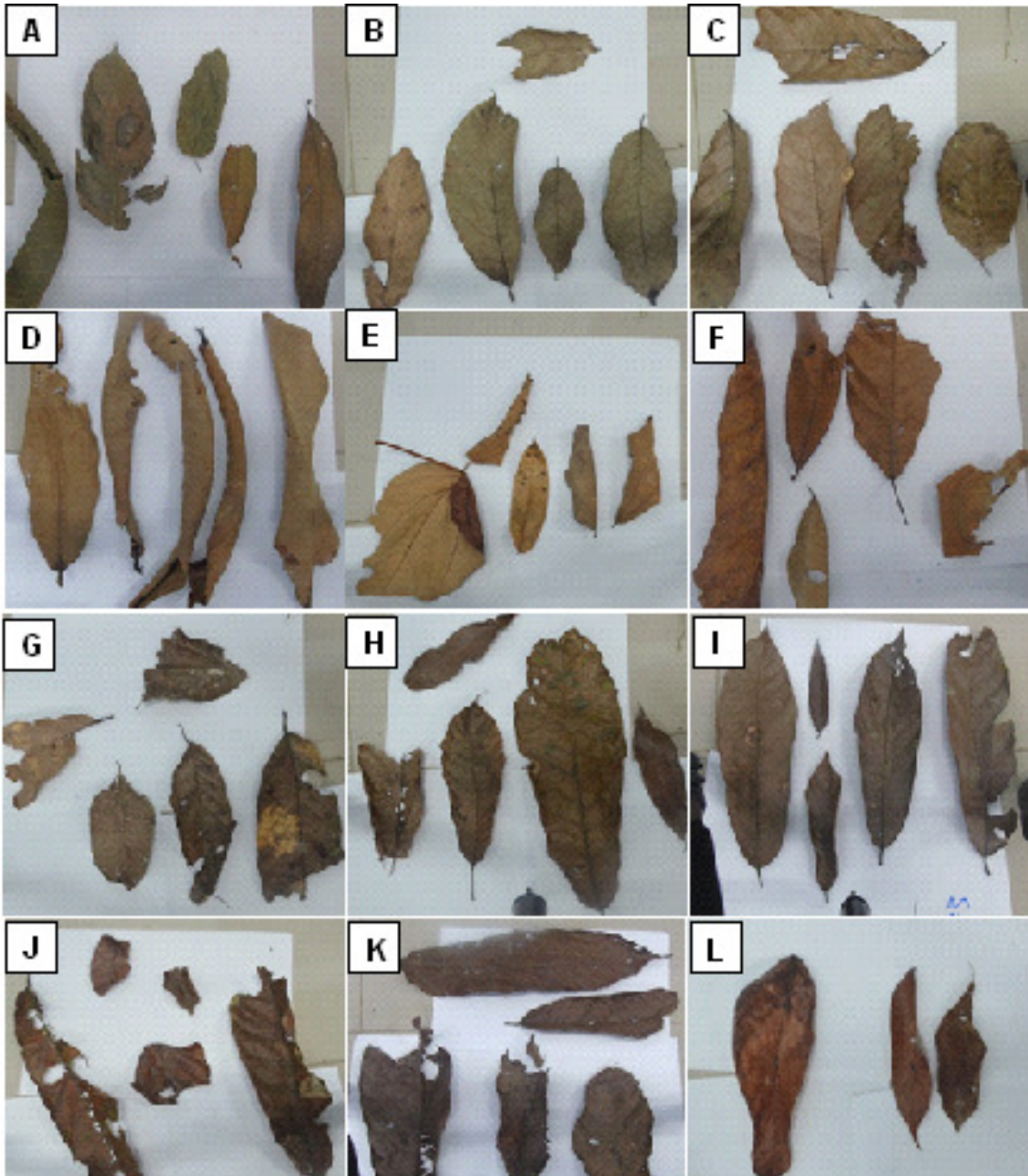


Figura 6. Categorización visual de la coloración de la hojarasca de un cacaotal de Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

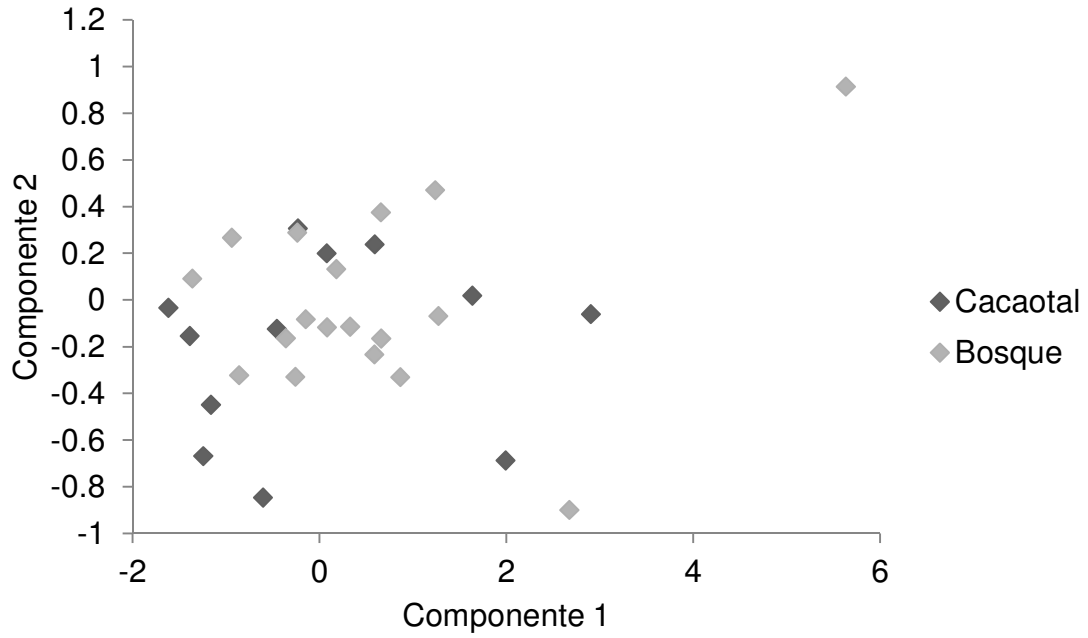


Figura 7. Cuantificación del color de las categorías de color de hojarasca definidas para dos sitios de muestreo: un cacaotal y un bosque en regeneración en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica. Se grafica el primero y segundo componente principal del análisis de componentes principales.

Cuadro 3. Patrones de coloración identificados en dos poblaciones de *Craugastor stejnegerianus* en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica. Se identifican las características principales utilizadas para la clasificación así como el patrón identificado según la combinación de características

| Característica | Patrón | Presencia en las poblaciones |
|---|---|--|
| Manchas Manchas irregulares de diferentes tonos de café. | Moteadas: Dorso y patas con manchas irregulares. | Bosque (Fig. 4A-G) Cacaotal (Fig. 5A-F) |
| Uniformes Un solo color distribuido uniformemente. Gran variación en el tono de café. | Uniformes: Dorso y patas uniformes, gran variación en el tono. | Bosque (Fig. 4H, J) Cacaotal (Fig. 5G-J) |
| Moteadas-Uniformes | Dorso uniforme, patas con manchas irregulares. | Bosque (Fig. 4K, L) Cacaotal (Fig. 5K, N) |
| Línea central Línea central delgada que recorre el dorso desde la cabeza hasta la cloaca. | Moteadas: Dorso y patas manchas irregulares. Moteadas-uniformes: Dorso liso, patas manchas irregulares. | Bosque (Fig. 4M, N) Cacaotal (Fig. 5. S) Bosque (Fig. 4O, P) |
| Líneas múltiples Múltiples líneas verticales delgadas en el dorso. Gran variación en el tono de café. | Moteadas: patas con manchas irregulares. Líneas verticales- línea central. | Cacaotal (Fig. 5O) Cacaotal (Fig. 5T) |
| Líneas laterales Una línea lateral gruesa de color beige en cada lado, que empieza desde la parte posterior de los ojos hasta la base de las patas traseras. | Moteadas: Dorso y patas con manchas irregulares. Uniformes: Dorso y patas del mismo color uniformes Uniformes- moteadas: Dorso uniforme, patas con manchas irregulares. | Cacaotal (Fig. 5P) Bosque (Fig. 4Q) Cacaotal (Fig. 5R) Cacaotal (Fig. 5Q) |

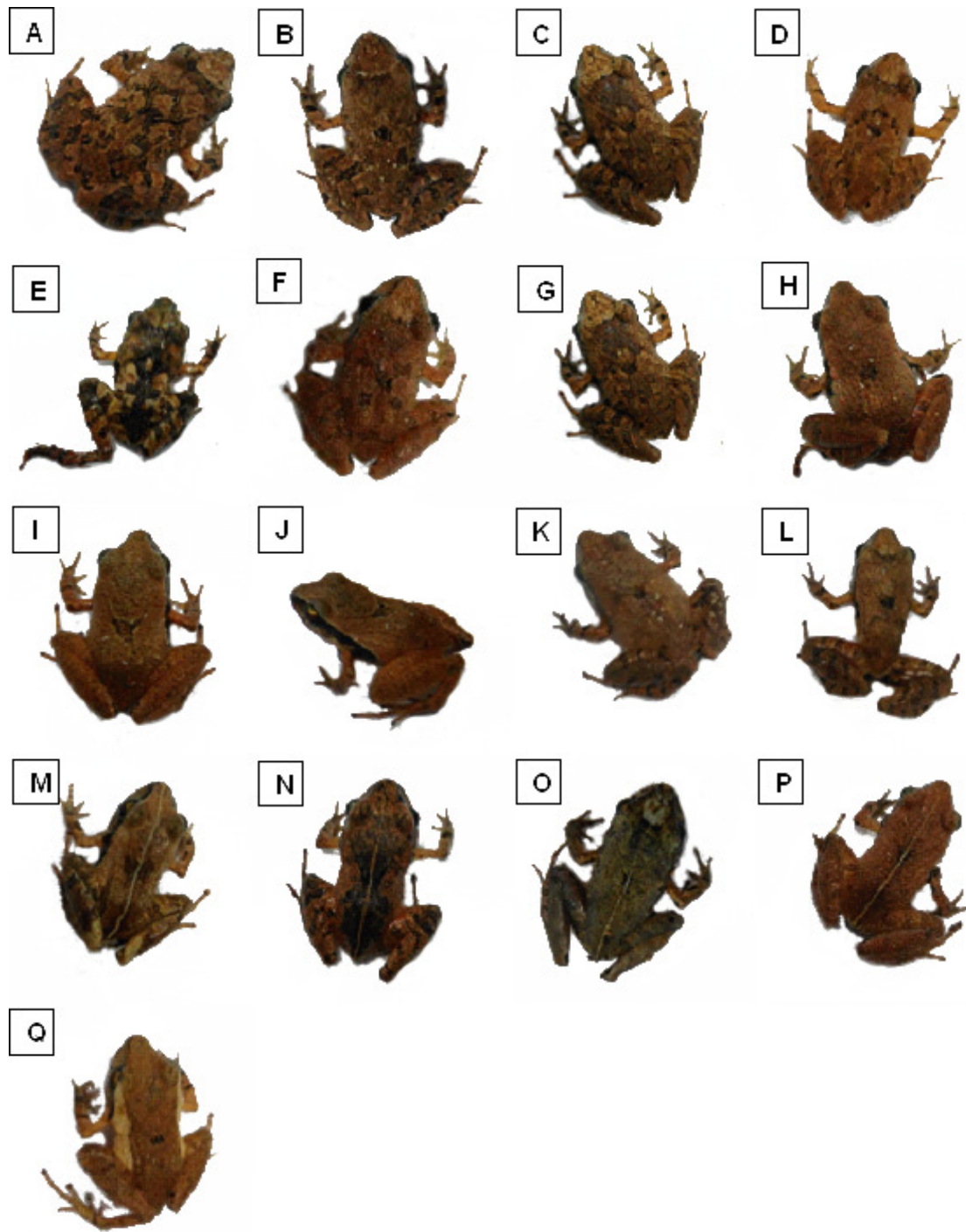


Figura 8. Patrones de coloración de los individuos de *Craugastor stejnegerianus* de una población de un bosque en regeneración en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica. A-G: manchas en dorso y patas. H, J: dorso y patas de color uniforme. K, L: combinación de manchas y color uniforme. M-P: línea central. Q: líneas laterales.

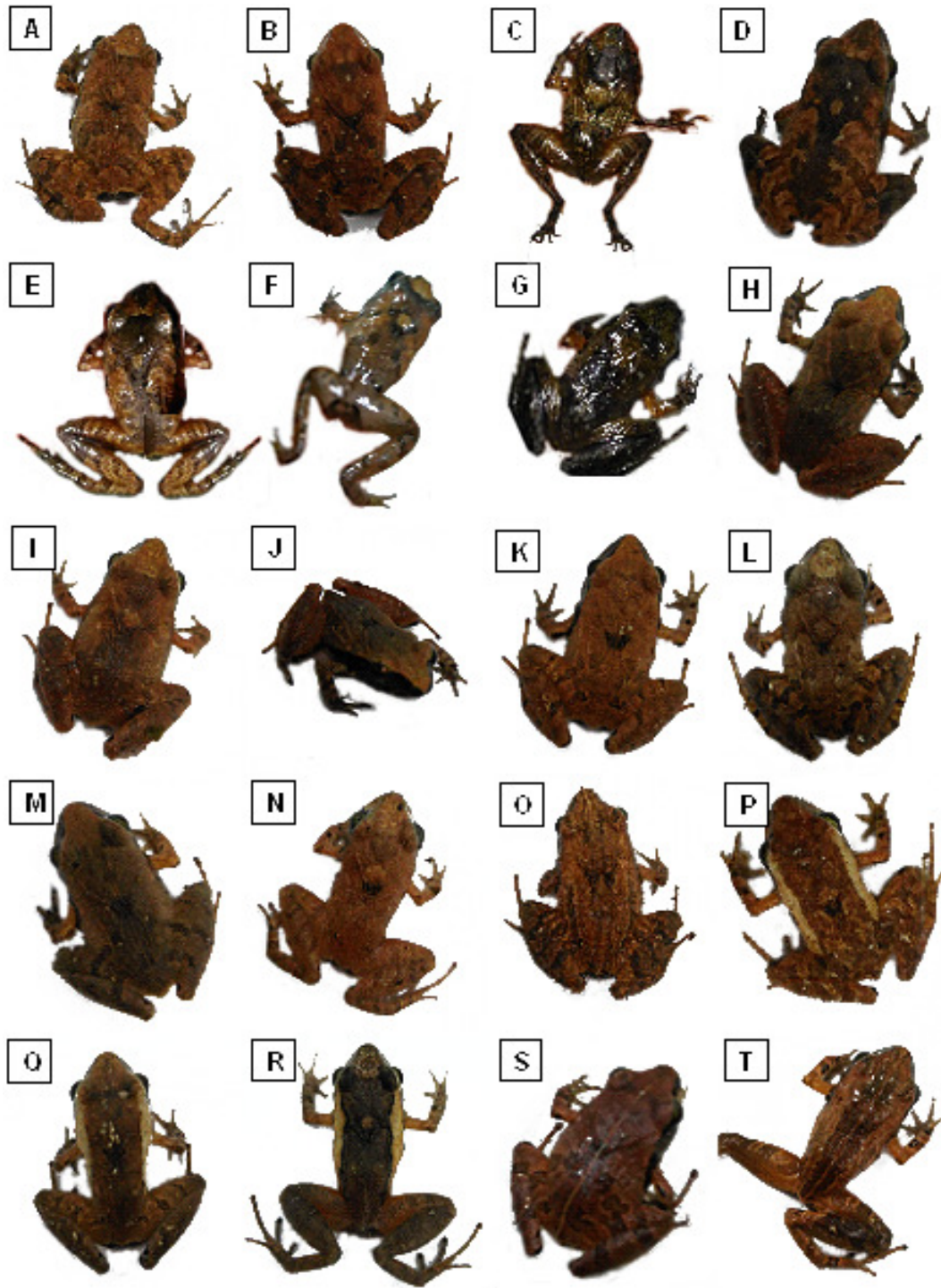


Figura 9. Patrones de coloración de los individuos de *Craugastor stejnegerianus* una población de un cacaotal en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica. A-F: manchas en dorso y patas. G, J: dorso y patas de color uniforme. K-N: combinación de manchas y color niforme. O: líneas múltiples. P, R: líneas laterales S: línea central. T: combinación de líneas múltiples y línea central.



Figura 10. Representación algunas marcas de depredación encontradas en los modelos de plasticina colocados en un bosque y un cacaotal en Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

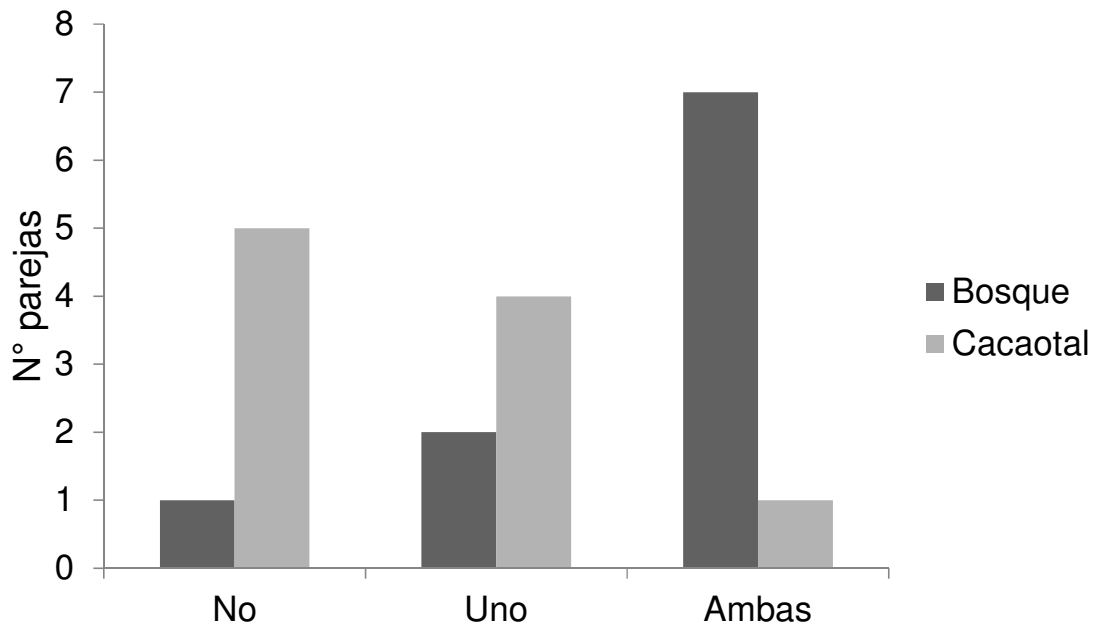


Figura 11. Depredación de las parejas de modelos de plasticina que se colocaron en un bosque y un cacaotal en Rincón de Osa, Puntarenas para evaluar la depredación en los sitios y en relación al color del sustrato. No: cantidad de parejas que no presentaron depredación en ninguno de los dos modelos, Uno: cantidad de parejas que presentaron depredación en uno de los dos modelos, Ambas: cantidad de parejas que presentaron depredación en los dos modelos.

Uso del paisaje agrícola por murciélagos insectívoros en Rincón de Osa, Costa Rica

Francinie Guido-Solano

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; fran.105.gs@gmail.com

El aumento de la expansión agrícola conlleva a la homogenización del ambiente y a la fragmentación de los bosques. Se presume que los murciélagos insectívoros cumplen un rol importante en la dinámica trófica de los sistemas agrícolas, por lo que se consideran agentes biocontroladores de potenciales plagas de insectos. Sin embargo, algunas especies son sensibles a este tipo de alteraciones, por lo que su ocurrencia en los campos de cultivo puede utilizarse como bioindicador de la calidad del ambiente. En este estudio se evaluó la actividad general y de forrajeo de los murciélagos insectívoros presentes en una plantación de cacao, palma aceitera y teca. Los resultados obtenidos sugieren que estas plantaciones son utilizadas por los murciélagos principalmente como sitios de paso. Dada la gran capacidad de dispersión que tienen los murciélagos, es posible que se desplacen hasta zonas boscosas para alimentarse, y que los campos de cultivo aquí estudiados actúen como puntos de conexión entre parches de bosque.

Palabras clave: quiropterofauna, agroecosistemas, forrajeo, monocultivo.

Las plantaciones agrícolas y pastizales constituyen uno de los biomas más grandes del planeta, y junto con la industria maderera, han causado la pérdida de 7-11 millones de km² de bosque en los últimos 300 años (Foley *et al.* 2005). La expansión agrícola ha sido facilitada mediante la mecanización de las cosechas y la aplicación de agroquímicos para remover plagas (Laurance *et al.* 2014). Estas prácticas han producido una disminución en la diversidad debido a la fragmentación de los bosques y al uso de pesticidas que diezman poblaciones de insectos (Foley *et al.* 2005). Debido a lo anterior, es que se considera importante suprimir plagas de cultivos a partir de depredadores naturales, con el fin de mantener las plantaciones saludables sin el impacto generado por los pesticidas (Bianchi *et al.* 2006).

En los agroecosistemas, los murciélagos insectívoros son depredadores que controlan poblaciones de potenciales plagas, por lo que brindan un servicio ambiental al economizar gastos debido al consumo de pesticidas y al disminuir su impacto (Kunz *et al.* 2011, Maine & Boyles 2015, Puig-Montserrat *et al.* 2015). Algunas especies de murciélagos parecen ser sensibles a las fragmentaciones de bosque a pesar de su gran capacidad de dispersión (Estrada & Coates-Estrada 2002), mientras que otras pueden aprovechar los recursos que ofrecen los paisajes alterados por el ser humano (Estrada & Coates-Estrada 2002).

En los cultivos, la homogeneidad del ambiente puede ser un factor de estrés en los murciélagos, por lo que su actividad y aprovechamiento de los ambientes agrícolas puede utilizarse como estimador de la calidad del sitio (Medina *et al.* 2007, Stahlschmidt & Brühl 2012, García-Morales *et al.* 2013). Los monitoreos acústicos de murciélagos en sitios de cultivo permiten registrar la presencia de especies que son difíciles de capturar mediante el uso de redes de niebla, y además, permite saber el tipo de uso que le dan a los sitios porque se puede diferenciar si están cazando o solo usándolos de paso según el tipo de sonidos que produzcan (Stahlschmidt & Brühl 2012).

Este estudio tiene como objetivo comparar el uso del paisaje agrícola que los murciélagos insectívoros realizan en un cultivo de cacao (*Theobroma cacao*), una

plantación de palma aceitera (*Elaeis guineensis*) y un cultivo de teca (*Tectona grandis*). Se espera que la actividad sea mayor en la plantación de cacao por tratarse de un cultivo de sombra, por lo que su estructura y diversidad vegetal tiene el potencial de ofrecer más refugio no solo a los murciélagos, sino también a los insectos.

Materiales y Métodos

Área de estudio y sitios de grabación. – Este estudio fue llevado a cabo en Agua Buena, Rincón de Osa, Puntarenas. Esta región presenta una precipitación promedio anual de 3500 y 5000 mm (Samper-Villarreal & Silva-Benavides 2015). Aunque el 70% de su territorio corresponde a áreas protegidas, experimenta una expansión agrícola desde la década de los setentas (Rosero-Bixby 2002, Morera 2008). Las grabaciones acústicas se realizaron en una plantación de cacao de sombra (*Theobroma cacao* L.) (N 08°42'01.4", W 083°30'46.9"), una plantación de palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacquin 1897) (N 08°41'03.2", W 083°29'11.1"), y una plantación de teca (*Tectona grandis* L.f.) (N 08°40'0.87", W 083°29'12.7") con un sotobosque predominado por heliconiáceas y marantáceas.

Diseño experimental. – En un período de nueve días de grabación, se realizaron tres bloques de muestreo de tres días cada uno para realizar las grabaciones acústicas. Los sitios de muestreo fueron asignados de forma que cada plantación fuera grabada en un día distinto de cada bloque, para un total de tres días de muestreo en cada sitio. Para cada día de grabación se colocó un grabador a 10 m del borde del cultivo, y un segundo grabador a 60 m del borde. Las grabaciones se realizaron durante 10 min cada media hora desde las 1700 h hasta las 0500 h, para un total de 260 min de grabación cada noche.

Se utilizaron grabadores acústicos Song Meter 3 y Song Meter 2, y micrófonos SMM-U1 (Wildlife Acoustics Inc. Massachusetts, USA). Los micrófonos fueron colocados a 2 m del suelo en un ángulo de 45° para mejorar la recepción del sonido. Para mitigar posibles diferencias en las grabaciones debido al uso de modelos distintos, a los puntos de grabación dentro de los cultivos se les asignó de manera aleatoria un grabador cada día. Se utilizó una frecuencia de muestreo de 348 kHz, un nivel de disparo de 12 dB, y un umbral de respuesta de 12-192 kHz.

Análisis acústico e identificación de especies. – Las grabaciones fueron analizadas con el software Avisoft SASLab Pro 5.2.10 (Avisoft Bioacoustics, Berlin, Alemania). Se generaron espectrogramas con ventana de visualización Hamming utilizando una transformación rápida de Fourier (FFT) de 256 puntos y traslape de 75%.

Se contó la cantidad de pases por especie en cada sitio y su duración en minutos. Cada pase corresponde a una secuencia de vocalizaciones con tres o más pulsos, y se definió un nuevo pase cuando el tiempo entre dos secuencias fue al menos tres veces mayor al intervalo interpulso (Estrada-Villegas *et al.* 2010) (Fig. 1A). Se determinó la fase de ecolocalización de cada pase (búsqueda, acercamiento o *feeding buzz*) (Fig. 1B) y se calculó la actividad general de cada especie (total de pases min^{-1} por noche) y la actividad de forrajeo (intento total de captura min^{-1} por noche) (Jung & Kalko 2011). Las especies fueron visualmente identificadas a partir de la estructura de cada pulso, parámetros de frecuencia (Schnitzler & Kalko 2001, Gudra *et al.* 2011) y datos previamente publicados sobre ecolocalización (Rydell *et al.* 2002, Macías *et al.* 2006, MacSwiney *et al.* 2008, Surlykke & Kalko 2008, Jung *et al.* 2014).

Análisis estadístico. – Para comparar la actividad general y de forrajeo entre cultivos se realizó una prueba de Kruskal-Wallis y una prueba de comparación múltiple de Dunn

con corrección de Bonferroni como análisis post-hoc. Para determinar si el cultivo afecta la composición de especies se realizó una prueba de Escalamiento Multi-Dimensional no paramétrico (NMDS) basada en diferencias de Bray-Curtis, utilizando el total de pases por noche de cada especie como variable dependiente de la prueba. Todas las pruebas estadísticas se realizaron con el paquete estadístico R versión 3.4.0.

Resultados

Se contabilizaron 2514 pases distribuidos en 13 especies, siendo *Myotis nigricans* y *Saccopteryx bilineata* las especies más activas en los tres campos de cultivo (Cuadro 1). El traslape de parámetros acústicos de las especies del género *Eumops* dificultan su identificación, por lo que las vocalizaciones identificadas dentro de éste taxón se trataron como un complejo. *Noctilio leporinus* (Noctilionidae) y las vocalizaciones clasificadas como sonotipo Phy1 (Phyllostomidae) fueron excluidos del estudio. Aunque se ha reportado que *N. leporinus* puede alimentarse de insectos, es una especie comúnmente asociada a cuerpos de agua donde pesca (Hood & Jones 1984), por lo que su presencia en la plantación de palma pudo haber sido ocasional. El sonotipo Phy1, aunque fue registrado en varias ocasiones, las señales fueron siempre de muy baja energía y con frecuencias atenuadas por lo que su identificación no fue posible, y podría tratarse de una especie no insectívora.

Del total de pases registrados, 2371 corresponden a secuencias en fases de búsqueda y 143 a intentos de forrajeo. La actividad general no es diferente entre plantaciones ($H = 5.11$, $gl = 2$, $p = 0.077$) (Fig. 2A). Sin embargo, la actividad de forrajeo sí es distinta entre cultivos ($H = 7.66$, $gl = 2$, $p = 0.021$). La prueba post-hoc mostró que la plantación de palma presenta mayor actividad de forrajeo que la plantación de cacao ($p < 0.05$), mientras que ésta no difiere entre la plantación de teca y de cacao ($p > 0.05$), ni entre los cultivos de palma y teca ($p > 0.05$) (Fig. 2B). La prueba de escalamiento multi-dimensional no paramétrica (NMDS, estrés final = 0.05) sugiere que la composición de especies en el cultivo de palma se mantiene, pero varía en la plantación de teca y de cacao (Fig. 3).

Discusión

En las plantaciones tropicales de cacao, se aprovecha la sombra generada por un dosel compuesto de distintas especies, por lo que albergan un alto nivel de diversidad biológica si se les compara con otros cultivos comunes del trópico (Rice & Greenberg 2000). Por este motivo se esperaba una mayor actividad general y de forrajeo en este agroecosistema, ya que tiene el potencial de ofrecer más sitios de refugio y alimento para los murciélagos y sus presas. Sin embargo, los resultados obtenidos sugieren que las plantaciones estudiadas funcionan principalmente como sitios de paso para los murciélagos. Esto se evidencia en la similitud de la actividad general entre cultivos (Fig. 2A) y en la variación del ensamblaje de especies grabadas cada noche en los diferentes ambientes agrícolas (Fig. 3). Aunque la actividad de forrajeo parece ser mayor en el cultivo de palma, el número de intentos de forrajeo fue, en general, escaso comparado con el total de pases emitidos con fines de navegación.

Aunque la información sobre la actividad de quirópteros en paisajes agrícolas es aún escasa (Wickramasinghe *et al.* 2003, Medina *et al.* 2007), se sabe que los espacios destinados a la agricultura convencional presentan una diversidad baja (Wickramasinghe *et al.* 2003, Lesiński *et al.* 2013), y aunque se presume que el biocontrol de insectos cumple un papel importante en los sistemas agrícolas, esto podría variar según el

contexto del campo de cultivo (Denmead *et al.* 2017). Además, la aplicación de insecticidas podría reducir la disponibilidad de alimento para los murciélagos, y teniendo en consideración que éstos pueden desplazarse varios kilómetros cada noche en busca de alimento, es posible que busquen zonas boscosas para forrajear y que las plantaciones funcionen como sitios de conexión entre estos espacios.

La distribución espacial de las plantas en los campos de cultivo también podría influir en la actividad de los murciélagos. Un bosque, por su heterogeneidad estructural, es capaz de albergar especies que cazan insectos en espacios abiertos, en zonas de borde o en vegetación densa. Pero en los paisajes agrícolas, la densidad de siembra puede generar un gran efecto de borde o actuar como un extenso claro de bosque, lo que puede ser desfavorable para aquellas especies que suelen forrajear en zonas con mayor densidad de vegetación (Phommexay *et al.* 2011).

Debido a que los murciélagos actúan como controladores de poblaciones de insectos (Kunz *et al.* 2011), sería recomendable implementar en los campos de cultivo refugios artificiales para promover la presencia y forrajeo de murciélagos para disminuir el uso de insecticidas. Este tipo de estrategias podrían ser de gran utilidad en regiones como la península de Osa, donde a pesar de ser uno de los sitios más diversos en Costa Rica, la expansión agrícola genera fragmentación de los espacios naturales y se produce contaminación mediante la aplicación de agroquímicos.

Agradecimientos

Agradezco a Melissa Rodríguez y a Bernal Rodríguez-Herrera por su valiosa colaboración en el diseño experimental de este estudio. A Luis Sandoval y a Eduardo Chacón por sus sugerencias para mejorar este manuscrito.

Bibliografía

- Denmead, L. H., K. Darras, Y. Clough, P. Diaz, I. Grass, M. P. Hoffmann, F. Nurdiansyah, R. Fardiansah & T. Tscharntke. (2017). The role of ants, birds and bats for ecosystem functions and yield in oil palm plantations. *Ecology*.
- Bianchi, F. J., C. J. H. Booij & T. Tscharntke. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273: 1715-1727.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. (2002). Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 103: 237-245.
- Estrada-Villegas, S., C. F. J. Meyer & E. K. V. Kalko. (2010). Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biological Conservation* 143: 597-608.
- Foley, J. A., R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. Stuart Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H. K. Gibbs, J. H. Helkowski, T. Holloway, E. A. Howard, C. J. Kucharik, C. Monfreda, J. A. Patz, I. C. Prentice, N. Ramankutty, P., R. García-Morales, E. I. Badano & C. E. Moreno. (2013). Response of Neotropical bat assemblages to human land use. *Conservation Biology* 27: 1096-1106.

- Gudra, T., J. Furmankiewicz & K. Herman. (2011). Bats sonar calls and its application in sonar systems. INTECH Open Access Publisher.
- Hood, C. S. & J. K. Jones, (1984). *Noctilio leporinus*. Mammalian Species 216: 1-7.
- Jung, K. & E. K. Kalko. (2011). Adaptability and vulnerability of high flying Neotropical aerial insectivorous bats to urbanization. Diversity and Distributions 17: 262-274.
- Jung, K., J. Molinari & E. K. Kalko. (2014). Driving factors for the evolution of species-specific echolocation call design in New World free-tailed bats (Molossidae). PloS one 9.
- Kunz, T. H., E. Braun de Torrez, D. Bauer, T. Lobova & T. H. Fleming. (2011). Ecosystem services provided by bats. Annals of the New York Academy of Sciences 1223: 1-38.
- Laurance, W. F., J. Sayer & K. G. Cassman. (2014). Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. Trends in ecology & evolution 29: 107-116.
- Lesiński, G., Durka, A. & E. Rembiałkowska. (2013). Flight activity of serotine *Eptesicus serotinus* on organic and conventional farms in central Poland. Zoology and Ecology 23, 93-96.
- Macías, S., E. C. Mora & A. García. (2006). Acoustic identification of mormoopid bats: a survey during the evening exodus. Journal of Mammalogy 87: 324-330.
- Maine, J. J. & J. G. Boyles. (2015). Bats initiate vital agroecological interactions in corn. Proceedings of the National Academy of Sciences 112: 12438-12443.
- Medina, A., C. A. Harvey, D. S. Merlo, S. Vílchez & B. Hernández. (2007). Bat diversity and movement in an agricultural landscape in Matiguás, Nicaragua. Biotropica 39, 120-128.
- Morera, C. (2008). Sinergias entre ecoturismo y desarrollo local en la Península de Osa, Costa Rica. Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen 80: 755-762.
- MacSwiney, G., M. Cristina, F. M. Clarke & P. A. Racey. (2008). What you see is not what you get: the role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. Journal of applied Ecology 45: 1364-1371.
- Minchin, P. R. (1987) An evaluation of relative robustness of techniques for ecological ordinations. *Vegetatio* 69: 89–107.
- Phommexay, P., C. Satasook, P. Bates, M. Pearch & S. Bumrungsri. (2011). The impact of rubber plantations on the diversity and activity of understorey insectivorous bats in southern Thailand. Biodiversity and Conservation 20: 1441-1456.
- Puig-Montserrat, X., I. Torre , A. López-Baucells, E. Guerrieri, M. M. Monti, R. Ràfols-García, X. Ferrer, D. Gisbert & C. Flaquer. (2015). Pest control service provided by bats in Mediterranean rice paddies: linking agroecosystems structure to ecological functions. Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde 80: 237-245.
- Rice, R. A. & Greenberg, R. (2000). Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. Journal of the Human Environment 29: 167-173.
- Rosero-Bixby, L., T. Maldonado-Ulloa & R. Bonilla-Carrión. (2002). Bosque y población en la Península de Osa, Costa Rica. Revista de biología tropical 50: 585-598.

- Rydell, J., H. T. Arita, M. Santos & J. Granados. (2002). Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *Journal of Zoology* 257: 27-36.
- Samper-Villarreal, J. & A. M. Silva-Benavides. (2015). Complejidad estructural de los manglares de Playa Blanca, Escondido y Rincón de Osa, Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 63: 199-208.
- Schnitzler, H. U. & E. K. Kalko. (2001). Echolocation by Insect-Eating Bats: We define four distinct functional groups of bats and find differences in signal structure that correlate with the typical echolocation tasks faced by each group. *Bioscience* 51: 557-569.
- Surlykke, A. & E. K. Kalko. (2008). Echolocating bats cry out loud to detect their prey. *PLoS One* 3(4), e2036.
- Wickramasinghe, L. P., S. Harris, G. Jones & N. Vaughan. (2003). Bat activity and species richness on organic and conventional farms: impact of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology* 40: 984-993.
- Zuur, A.F., E.N. Ieno & G.M. Smith. (2007). *Analysing Ecological Data*, Springer.

Cuadros y figuras

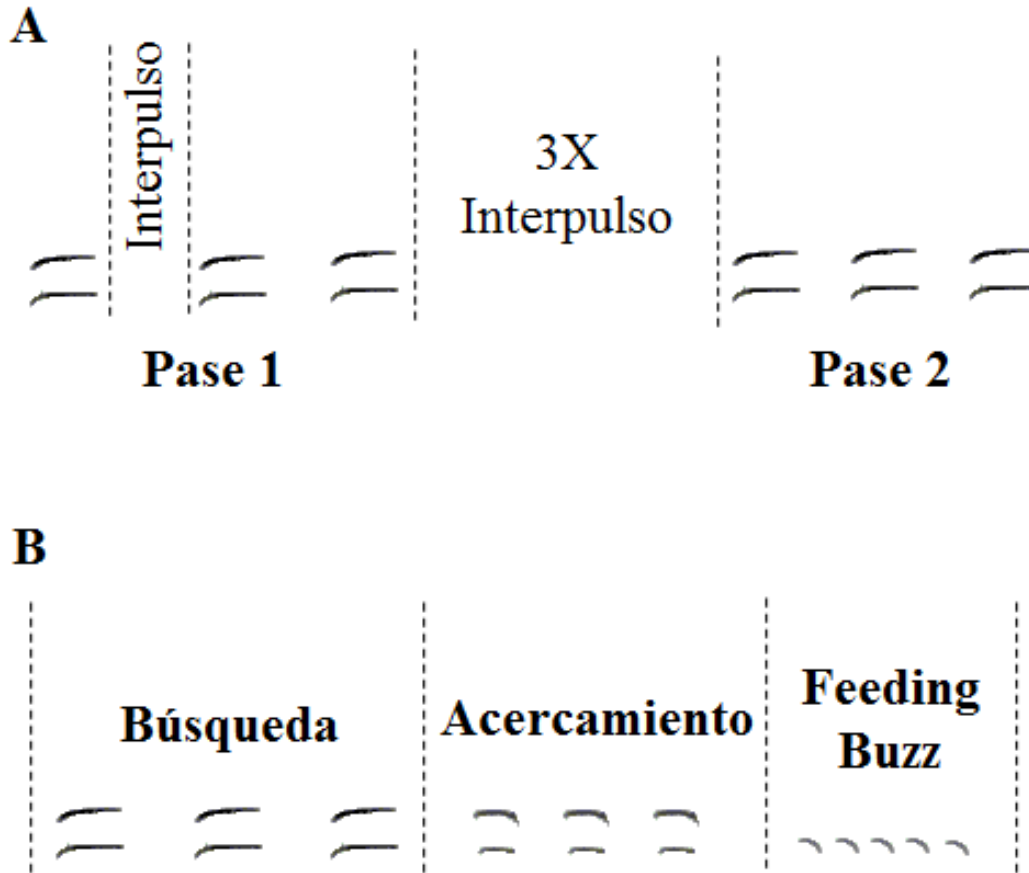


Figura 1. Llamadas de ecolocalización de *Saccopteryx bilineata*. (A) Parámetros que definen un pase y, (B) fases de la ecolocalización.

Cuadro 1. Especies de murciélagos insectívoros presentes en tres agroecosistemas de Rincón de Osa.

| Familia | Especie /Sonotipo | Total de pases por plantación | | |
|-------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------|------|
| | | Cacao | Palma | Teca |
| Emballonuridae | <i>Peropteryx kappleri</i> | 3 | 35 | 15 |
| | <i>Saccopeteryx bilineata</i> | 322 | 447 | 138 |
| | <i>S. leptura</i> | | 21 | 2 |
| Molossidae | <i>Eumops</i> spp. | 6 | 72 | 36 |
| | <i>Molossus molossus</i> | 5 | 18 | 35 |
| Mormoopidae | <i>Pteronotus davyi</i> | 2 | 28 | 2 |
| | <i>P. gymnonotus</i> | 2 | 76 | 7 |
| Noctilionidae | <i>Noctilio leporinus</i> | | 1 | |
| Phyllostomidae | Phy1 | 2 | 12 | 1 |
| Vespertilionidae | <i>Eptesicus fuscus</i> | | 32 | |
| | <i>Lasiurus blossevillii</i> | 5 | 5 | 101 |
| | <i>L. ega</i> | | 5 | 1 |
| | <i>Myotis nigricans</i> | 145 | 773 | 157 |

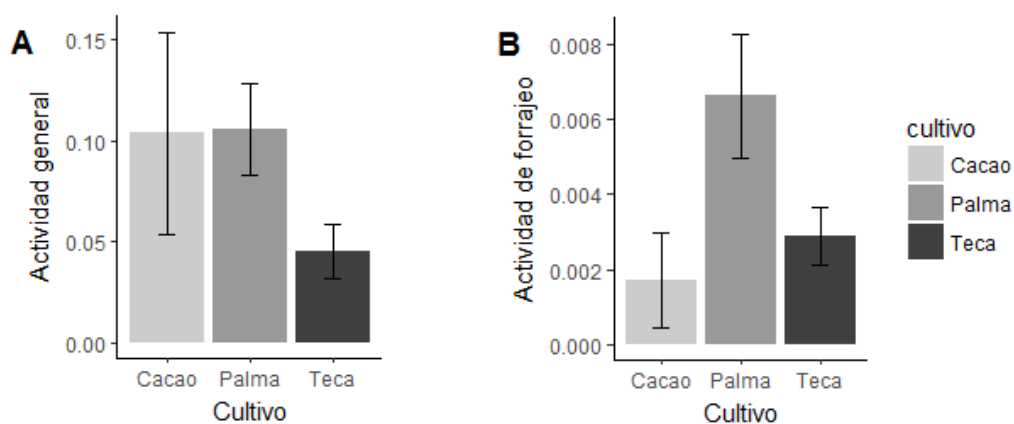


Figura 2. Actividad media (\pm error estándar) (A) general y (B) de forrajeo de la quiroptero fauna de tres plantaciones en Rincón de Osa. La actividad corresponde al número de pases / min-1 noche.

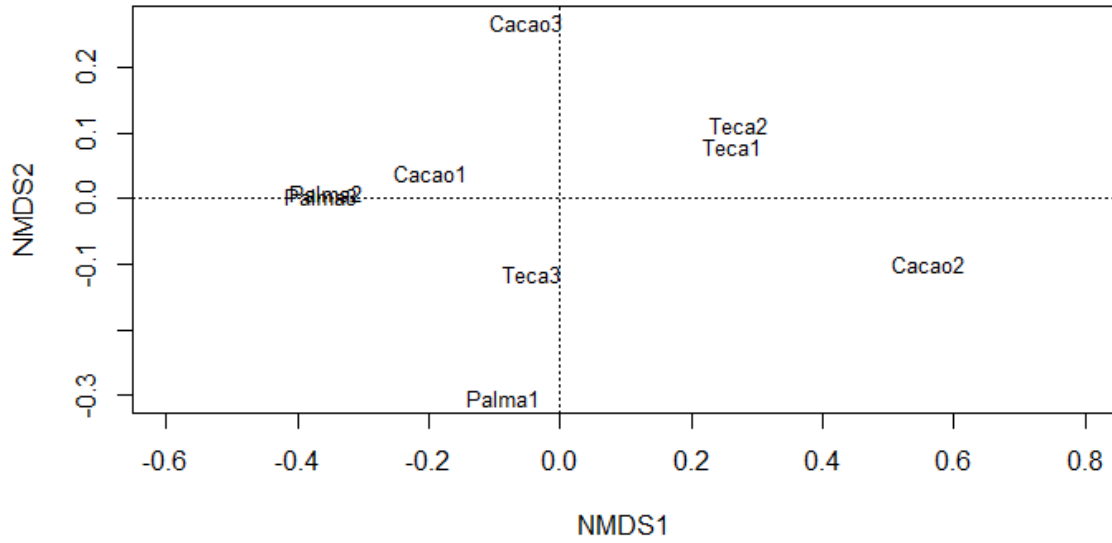


Figura 3. Ordenamiento de los diferentes sitios de grabación (cultivo de cacao, palma y teca) basado en diferencias de Bray-Curtis y el número total de pases por especie por noche.

Fauna asociada a los refugios fijos y comportamiento agresivo de larvas de tricópteros de los géneros *Leptonema* y *Smicridea* (Hydropsychidae) de Costa Rica

María del Sol Hidalgo-Díaz

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; mariadelsol.hidalgo@ucr.ac.cr

Entre las especies más abundantes en los ríos se encuentran las especies filtradoras de materia orgánica en suspensión, especialmente de la familia Hydropsychidae. Los objetivos de este estudio son: determinar la presencia de otros macroinvertebrados acuáticos habitando dentro de los refugios fijos construidos por las larvas de *Leptonema* sp. y *Smicridea* sp. (Hydropsychidae), identificar dicha fauna asociada a los refugios, estimar y comparar la diversidad verdadera asociada a los refugios, determinar si el tamaño de la larva constructora del refugio afecta la diversidad de la fauna asociada al mismo y si existen diferencias en la abundancia de dicha fauna según su alimentación. Además de hacer una descripción general del comportamiento agresivo de las larvas de *Leptonema*. Los refugios fijos de las larvas de *Leptonema* y *Smicridea* constituyen un hábitat importante para larvas de varias especies de macroinvertebrados. La diversidad que se encuentra en los refugios de ambos géneros es similar, y en *Leptonema* se ve afectada por el tamaño de la larva, asociado al comportamiento agresivo que presentan. Y la fauna asociada a los refugios está compuesta principalmente por especies detritívoras.

Palabras clave: macroinvertebrados acuáticos, ambientes lóticos, comportamiento agresivo, red de filtrar.

El orden Trichoptera está compuesto por insectos holometábolos que tienen huevos, larvas y pupas acuáticas (Holzenthal & Calor 2017), comprenden el grupo de macroinvertebrados acuáticos más abundantes y diversos en ambientes lóticos, y en el neotrópico (Angrisano & Sganga 2009). La gran mayoría habita en ríos y quebradas de aguas limpias y bien oxigenadas, las larvas viven en diversos ambientes y se caracterizan por construir refugios fijados al sustrato o casitas portátiles de una variedad de formas y materiales, utilizando seda producida en la glándula bucal (Springer *et al.* 2010).

Entre las especies más abundantes en los ríos se encuentran las especies filtradoras de materia orgánica en suspensión, especialmente de la familia Hydropsychidae (Springer *et al.* 2010). Esta familia es ampliamente conocida por ser cosmopolita (Posada & Roldan 2003), de las más comunes y abundantes en los sistemas lóticos del mundo (Flint 1983). Las larvas construyen refugios fijos al sustrato (Springer *et al.* 2010) y es una familia dominante gracias a su capacidad de tolerar diversas condiciones medioambientales y su amplio espectro de colonización en sustratos (López 2007). Es una familia abundante y de amplia distribución con nueve géneros y alrededor de 70 especies en Costa Rica, la mayoría son de los géneros *Leptonema* y *Smicridea* (Springer *et al.* 2010). En diversos estudios se señala la capacidad que tienen de colonizar múltiples sustratos, como roca, arena, grava y hojarasca, y la elevada tolerancia a variaciones ambientales (Forero 2011, López 2007, Vásquez *et al.* 2010).

Los refugios fijos, construidos por familias como Hydropsychidae, y las casas portátiles, construidos por otras familias del orden, brindan a las larvas camuflaje y protección contra depredadores (Springer *et al.* 2010). A pesar del costo que implica la construcción de estas estructuras, existen varias hipótesis sobre los potenciales

beneficios, por ejemplo: facilitar la respiración en ambientes acuáticos (Williams *et al.* 1987), camuflaje para la larva debido a que muchos depredadores forrajean usando señales visuales (Johansson & Nilsson 1992), y la protección física a la larva durante el ataque de un depredador (Johansson & Nilsson 1992, Nislow & Molles 1993).

Los refugios a menudo son utilizados para obtener alimento, como en Hydropsychidae, donde construyen redes finas en la entrada de la corriente para filtrar el agua (Springer *et al.* 2010). Las especies son agresivas entre sí y se conoce que compiten por territorios utilizados para las redes filtradoras (Englund & Olsson 1990, Springer *et al.* 2010). Y existe evidencia indirecta que competencia interespecífica por territorios más adecuados para las redes puede haber conducido a la evolución de tricópteros tejedores de redes (Georgian & Wallace 1981, Alstad 1987). Esto ha sido descrito en condiciones de campo y laboratorio para especies de zonas templadas (Englund & Olsson 1990). Este comportamiento agresivo es muy llamativo y las larvas emiten un sonido por estridulación, mediante una estrías en la parte ventral de la cabeza, el sonido se produce mediante un movimiento rápido de la cabeza contra la parte elevada en la cara fronto-dorsal del fémur de la pata anterior (Springer *et al.* 2010). Sin embargo los hydropsychidos bentónicos son un grupo extremadamente extenso, que puede presentar densidades muy altas en algunos casos y muchas especies se encuentran frecuentemente en la misma corriente (Cardinale *et al.* 2004).

Los objetivos de este estudio son: determinar la presencia de otros macroinvertebrados acuáticos habitando dentro de los refugios fijos construidos por las larvas de *Leptonema* sp. y *Smicridea* sp. (Hydropsychidae), identificar dicha fauna asociada a los refugios, estimar y comparar la diversidad verdadera asociada a los refugios, determinar si el tamaño de la larva constructora del refugio afecta la diversidad de la fauna asociada al mismo y si existen diferencias en la abundancia de dicha fauna según su alimentación. Además de hacer una descripción general del comportamiento agresivo intraespecífico de las larvas de *Leptonema*. Los conocimientos sobre el comportamiento de las larvas y la ecología de los refugios fijos, son escasos para especies de Hydropsychidae del neotrópico, aun cuando los macroinvertebrados bentónicos filtradores son un componente importante en la comunidad de ambientes de corriente (Angrisano & Sganga 2009, Springer *et al.* 2010).

Materiales y Métodos

Muestreo.- Se realizó del 29 de Enero al 5 de Febrero del 2017 sobre una quebrada del Río Rincón, en la comunidad de Aguabuena, Osa, provincia de Puntarenas, Costa Rica (8°42'1.60"N, 83°30'50.40"W; 70 msnm), aproximadamente 31 msnm. Entre las 8 y las 11: 30 horas de la mañana. Se identificaron refugios fijos de larvas de Hydropsychidae y se colectó la fauna de manera directa dentro de los refugios.

Leptonema.- Posee un cuerpo robusto, redondeado y cubierto densamente por setas de tamaño regular, oscuras, delgadas y tubulares, semejantes a un pelo; en general, las partes esclerosadas son de color pardo oscuro. La cabeza es esclerotizada, alargada y convexa ligeramente. Presentan a menudo un color verde intenso y se encuentran entre los tricópteros más grandes. Se encuentran en aguas de corriente fuerte, inclusive en paredes de cascadas, y altamente oxigenadas (Springer *et al.* 2010).

Smicridea.- Poseen tres notos torácicos fuertemente esclerotizados, branquias abdominales ramificadas y piel densamente cubierta de setas. Y presenta un solo esclerito en forma de corazón en el segmento abdominal VIII. Se encuentra en aguas de corrientes moderadas a fuertes (Springer *et al.* 2010).

Identificación.- El material colectado se identificó a nivel de familia y género, cuando fue posible, usando guías de identificación (Springer *et al.* 2010, Roldán 1996).

Videos.-Para observar el comportamiento agresivo de las larvas de *Leptonema* se colocaron los especímenes, por parejas, en bandejas blancas, directamente desde el refugio para minimizar el estrés por falta de corriente. Y se realizaron videos de aproximadamente 5 min por pareja, con un total de 10 parejas.

Análisis.- Se estimó la diversidad alfa (diversidad que se encuentra a escala local en un sitio de muestreo definido, de extensión pequeña y relativamente homogéneo) a través de medidas de diversidad verdadera qD (Jost 2007), en donde se define un exponente (q) que determinará la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de las especies (Moreno *et al.* 2011). La diversidad de orden 1 (q=1), incluye a las especies en el análisis con un peso proporcional a su abundancia y puede ser expresado como el exponencial de H' (índice de Shannon), y la diversidad de orden 2 (q= 2) le da más peso a las especies con mayor abundancia (inverso al índice de Shannon). Se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) para determinar si el tamaño de la larva constructora del refugio, *Leptonema* y *Smicridea* afecta la diversidad alfa de la fauna asociada (tomando cada refugio como una comunidad). También se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para determinar si existían diferencias en la abundancia en la fauna asociada, según alimentación. Los análisis se hicieron usando el software libre R (R Development Core Team, 2016).

Resultados

Se muestrearon 50 refugios fijos y se colectaron un total de 139 individuos asociados a los refugios, 105 en los refugios de *Leptonema* sp. y 34 de *Smicridea* sp., pertenecientes a 7 órdenes (Cuadro 1). La cobertura de la muestra es representativa para la fauna asociada a los refugios de *Leptonema*, sin embargo para la fauna de los refugios de *Smicridea* se necesita mayor muestreo (Fig. 1).

La fauna de macroinvertebrados dentro de los refugios de *Leptonema* fue ligeramente más diversos que la fauna dentro de los refugios de *Smicridea*, sin embargo son muy similares (existe alto traslape de la extrapolación). La diferencia en diversidad es ligeramente mayor para las especies abundantes o comunes (orden 1), que para las especies muy abundantes (orden 2) (Fig.2). Las larvas de *Leptonema* presentaron un tamaño promedio de 1.35 (± 0.54) cm, y las de *Smicridea* un tamaño promedio de 1.05 (± 0.45) cm. El tamaño de las larvas de *Leptonema* (Fig. 3) sí influyó en la diversidad alfa de la fauna asociada a sus refugios ($F=5.525$, $N=36$, $p=0.03$), sin embargo no fue así para *Smicridea* ($F=0.2655$, $N=14$, $p=0.62$). También se encontró que dentro de los refugios existía una mayor abundancia de especies detritívoras (Fig. 4) tanto para los refugios de *Leptonema* ($X^2= 22.35$, $N= 36$, $p= 0.01$) como de *Smicridea* ($X^2= 19.38$, $N= 14$, $p= 0.01$).

En el campo, se observó que las larvas de *Leptonema* al tener encuentros solos con intraespecíficos tenían un comportamiento agresivo tipo pelea. El cual consta de las siguientes unidades comportamentales: acercamiento, mordedura, torcimiento y alejamiento. El evento comienza siempre por el acercamiento y termina por el alejamiento, entre estos se pueden dar mordedura y torcimiento de manera repetida en cualquier orden. Las unidades mordedura y torcimiento presentan una duración más larga y variable que alejamiento y acercamiento (Fig. 5).

Acercamiento.- Comienza en el momento en el que las larvas perciben la presencia de otra larva, mediante el contacto accidental. Realizan un movimiento tocando a la otra larva generalmente en el tórax y la cabeza, con el primer par de patas, mientras caminan con el segundo y tercer par de patas.

Mordedura.- Consta de movimientos repetitivos en los cuales las larvas realizan mordeduras y golpes generalmente hacia el tórax de la otra larva, usando las mandíbulas y el primer par de patas, mientras caminan con el segundo y tercer par de patas.

Torcimiento.- Consta de movimientos repetitivos doblando todo el cuerpo, abdomen y tórax, en el cual posiblemente produzca sonidos por estridulación (Jansson & Vuoristo 1979, Johnstone 1964).

Alejamiento.- Consta de un movimiento rápido, generalmente después de un torcimiento, en el cual usando el segundo y tercer par de patas una de las larvas se aleja de la otra. En todos los casos la larva que se alejó fue la de menor tamaño.

Discusión

Los refugios fijos construidos por *Leptonema* y *Smicridea* constituyen un hábitat para una alta diversidad de larvas de macroinvertebrados acuáticos. Esto a pesar de que las larvas de Hydropsychidae son territorialmente agresivos (Jansson & Vuoristo 1979), y presentan agresividad inter e intraespecífica mediante la cual mantienen un espaciado uniforme con larvas de Simuliidae (Matczak *et al.* 1990). Los hydropsychidos pueden competir por los refugios y redes de filtrar (Hart 1986, Johnstone 1964), seda (Boon 1984), o alimento (Malas & Wallace 1977, Wallace 1975). Sin embargo los refugios fijos construidos por los hydropsychidos pueden ofrecer varias ventajas a la fauna asociada a ellos, como protección física y camuflaje contra depredadores (Johansson & Nilsson 1992, Springer *et al.* 2010). La diversidad encontrada dentro de los refugios de *Leptonema* y *Smicridea* es similar, son grupos muy emparentados (pertenecen a la misma familia) y comparten muchas características de su biología (Springer *et al.* 2010).

El tamaño de la larva constructora del refugio, solamente para *Leptonema*, afecta la diversidad de la fauna asociada, de manera que en refugios con larvas de mayor tamaño presentan menor diversidad alfa. Esto puede estar asociado al comportamiento agresivo, que potencialmente aumentan con la densidad larval y la velocidad de corriente (Matczak *et al.* 1990), y a depredación. Se ha observado en especies de *Hydropsyche* que las larvas de mayor tamaño y edad muestran comportamientos más agresivos y tienden a competir por espacio, tanto en el refugio como en la red de filtrar (Thorp 1983). La agresión por parte de *Hydropsyche* es el segundo mecanismo más importante para la exclusión de larvas de Simuliidae (Hemphill 1988), inclusive pueden matarlos, comerlos parcialmente e incorporarlos en la estructura de su refugio (Matczak *et al.* 1990). Larvas de Hydropsychidae de mayor tamaño son más exitosas en conflictos que las pequeñas, así mismo toleran conoespecíficos en distancias más cortas cuando la cantidad de comida entrando a la red es suficientemente alta, de hecho larvas expuestas a mayor tasas de obtención de comida pueden no presentar encuentros agresivos (Matczak *et al.* 1990). También hydropsychidos de mayor tamaño pueden forrajear alrededor de la red, suplementando su dieta con insectos (Jansson & Vuoristo 1979).

La fauna asociada a los refugios está compuesta principalmente por individuos detritívoros que podrían estar haciendo uso del recurso que provee la red de filtrar, la cual ha demostrado ser altamente efectiva atrapando materia en suspensión debido a que las redes están específicamente diseñadas para atrapar materia en suspensión en la corriente (Wallace 1975). Las redes de filtrar de *Hydropsyche* tienen un amplio rango de captura de partículas suspendidas en el agua, incluso cuando el tamaño de la malla es mayor que el de las partículas (Williams & Hynes 1973). La eficiencia funcional de la red para obtener alimento depende de un flujo de corriente de agua rápido (Statzner & Dolédec 2011), lo que también podría influir en la fauna asociada al refugio. Además en

especies de *Hydropsyche*, el tamaño de la red de filtrar aumenta con el tamaño de la larva (Osborne & Herricks 1987).

Estudios previos indican que la competencia entre larvas bénticas filtradoras de corriente ocurre a través de encuentros agresivos y territorialidad (Hart 1986, Matczak *et al.* 1990), larvas de hidropsichidos son capaces de detectar intrusos en todos los sitios de su red y responder de manera agresiva (Jansson & Vuoristo 1979). Las larvas de *Leptonema* presentaron encuentros agresivos intraespecíficos, similares a los descritos en larvas de *Hydropsyche*, altamente variables en laboratorio, por Glass y Bovbjerg (1969), Jansson y Vuoristo (1979), y Gatley (1988). Los comportamientos de *Leptonema* que presentaron mayor duración fueron mordedura y torcimiento, involucraron uso de mandíbulas y del cuerpo, respectivamente; también fueron comportamientos repetitivos con mayor variación en la duración.

Durante la revisión de las muestras se observó que las especies que se colectaron habitando los refugios, excepto por las larvas dueñas de los mismos, eran de estadios muy jóvenes. La coexistencia de especies de tricópteros filtradores es complicada por el hecho de que diferentes estadios de varias especies usualmente ocurren simultáneamente (Hynes 1961, Elliott 1968, Williams & Hynes 1973). Se ha sugerido que la edad que compone la comunidad puede tener una influencia significativa en las interacciones específicas (Polis 1984). En futuros enfoques sería importante determinar si el estadio de la fauna asociada podría contribuir con la coexistencia descrita en este trabajo. Ya que las diferencias en el ciclo de vida crean una oportunidad para las especies se diferencien en la utilización de los sitios de la red de filtrar durante momentos de recursos potenciales limitados (Moutka 1990).

En conclusión, los refugios fijos de las larvas de *Leptonema* y *Smicridea* constituyen un hábitat importante para larvas de varias especies de larvas de macroinvertebrados acuáticos de ambientes loticos, que se benefician del camuflaje y protección del refugio. La diversidad que se encuentra en los refugios de ambos géneros es similar, y en *Leptonema* se ve afectada por el tamaño de la larva, asociado al comportamiento agresivo que presentan. La fauna asociada a los refugios está compuesta principalmente por especies detritívoras, que podrían beneficiarse de la red de filtrar de *Leptonema* y *Smicridea*. Es importante que se realicen estudios para lograr una mayor comprensión del papel de la fauna asociada a los refugios, haciendo uso de herramientas como la diversidad funcional, y la importancia ecológica de los refugios en el mantenimiento de la diversidad de macroinvertebrados acuáticos en ambientes loticos.

Agradecimientos

Este trabajo se realizó gracias al apoyo de los profesores de la Universidad de Costa Rica: Federico Bolaños, Eduardo Chacón y Luis Sandoval, y la asistente Melissa Rodríguez. A las instalaciones del Laboratorio Osa-Golfito y la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica donde se identificó el material colectado.

Bibliografía

- Alstad, D. N. 1987. Particle size, resource concentration, and the distribution of net-spinning caddisflies. *Oecologia* 71(4): 525-531.
- Angrisano, E. B., & Sganga, J. V. 2009. Two new species of Trichoptera from Salto Encantado Provincial Park (Misiones Province, Argentina). *Aquatic Insects* 31(4): 271-278.

- Boon, P. J. 1984. Habitat exploitation by larvae of *Amphipsyche meridiana* (Trichoptera: Hydropsychidae) in a Javanese lake outlet. *Freshwater Biology* 14(1): 1-12.
- Cardinale, B. J., Gelmann, E. R., & Palmer, M. A. 2004. Net spinning caddisflies as stream ecosystem engineers: the influence of *Hydropsyche* on benthic substrate stability. *Functional Ecology* 18(3): 381-387.
- Chao, A., Chiu, C. H., & Jost, L. 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45: 297-324.
- Colbo, M. H. 1982. Size and fecundity of adult Simuliidae (Diptera) as a function of stream habitat, year, and parasitism. *Canadian Journal of Zoology* 60(10): 2507-2513.
- Colbo, M. H., & Porter, G. N. 1981. The interaction of rearing temperature and food supply on the life history of two species of Simuliidae (Diptera). *Canadian Journal of Zoology* 59(2): 158-163.
- Elliott, J. 1968. The life histories and drifting of Trichoptera in a Dartmoor stream. *J Anim Ecol* 37:615-625
- Englund, G., & Olsson, T. I. 1990. Fighting and assessment in the net-spinning caddis larva *Arctopsyche ladogensis*: a test of the sequential assessment game. *Animal Behaviour* 39(1): 55-62.
- Flint Jr, O. S. 1983. Studies of neotropical caddisflies, XXXIV: the genus *Plectromacronema* (Trichoptera: Hydropsychidae). Estudios de los trichópteros neotropicales, XXXIV: el género *Plectromacronema* (Trichoptera: Hydropsychidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 96(2): 225-237.
- Forero, A. M. 2011. Caracterización biológica y fisicoquímica de la cuenca del río Opia, Tolima, Colombia. Universidad del Tolima.
- Gatley, G. K. 1988. Competition and the structure of hydropsychid guilds in southern Sweden. *Hydrobiologia* 164(1): 23-32.
- Georgian Jr, T. J., & Wallace, J. B. 1981. A model of seston capture by net-spinning caddisflies. *Oikos*: 147-157.
- Glass, L. W., & Bovbjerg, R. V. 1969. Density and dispersion in laboratory populations of caddisfly larvae (*Cheumatopsyche*, Hydropsychidae). *Ecology* 50(6): 1082-1084.
- Hart, D. D. 1986. The adaptive significance of territoriality in filter-feeding larval blackflies (Diptera: Simuliidae). *Oikos*: 88-92.
- Hemphill, N. 1988. Competition between two stream dwelling filter-feeders, *Hydropsyche oslari* and *Simulium virgatum*. *Oecologia* 77(1): 73-80.
- Holzenthal, R. W., & Calor, A. R. 2017. Catalog of the Neotropical Trichoptera (Caddisflies). *ZooKeys*. 3: 1-9.
- Hynes, H. 1961. The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. *Arch. Hydrobiol* 57(3): 344-388.
- Jansson, A., & Vuoristo, T. 1979. Significance of stridulation in larval Hydropsychidae (Trichoptera). *Behaviour* 71(1): 167-185.
- Johansson, A., & Nilsson, A. N. 1992. *Dytiscus latissimus* and *D. circumcinctus* (Coleoptera, Dytiscidae) larvae as predators on three case-making caddis larvae. *Hydrobiologia* 248(3): 201-213.

- Johnstone, G. W. 1964. Stridulation by larval Hydropsychidae (Trichoptera). *Physiological Entomology* 39(10-12): 146-150.
- López, E. 2007. Análisis faunístico de las larvas del orden Trichoptera en la cuenca del río Prado y la subcuenca de Amoyá (Tolima-Colombia). *Trabajo de grado (Biólogo). Universidad del Tolima, Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Biología, Ibagué.*
- Malas, D., & Wallace, J. B. 1977. Strategies for coexistence in three species of net-spinning caddisflies (Trichoptera) in second-order southern Appalachian streams. *Canadian Journal of Zoology* 55(11): 1829-1840.
- Matczak, T. Z., & Mackay, R. J. 1990. Territoriality in filter-feeding caddisfly larvae: laboratory experiments. *Journal of the North American Benthological Society* 9(1): 26-34.
- Muotka, T. 1990. Coexistence in a guild of filter feeding caddis larvae: do different instars act as different species?. *Oecologia* 85(2): 281-292.
- Nilsow, K. H. & Molles, M. C. 1993. The influence of larval case design on vulnerability of *Limnephilus frijole* (Trichoptera) to predation. *Freshwater Biology* 29(3): 411-417.
- 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(2): 115-124.
- Polis, G. 1984. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *Am Nat* 123:541
- Posada, J. & G. Roldán. 2003. Clave ilustrada y diversidad de las larvas de Trichoptera en el Nor-Occidente de Colombia. *Caldasia* 25: 169-192.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roldán, G. 1996. Guía para el estudio de macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquía. Primera reimpresión. Presencia Ltda. Colciencias, Universidad de Antioquia, Bogotá – Colombia.
- Springer, M., Ramírez, A., & Hanson, P. (Eds). 2010. Macroinvertebrados de Agua Dulce de Costa Rica I. *Revista Biología Tropical* 58: 3-240.
- Statzner, B., & Dolédec, S. 2011. Phylogenetic, spatial, and species-trait patterns across environmental gradients: The case of *Hydropsyche* (Trichoptera) along the Loire River. *International Review of Hydrobiology* 96(2): 121-140.
- Thorp, J. H. 1983. An evaluation of hypotheses on the evolutionary differentiation of catchnets in net-spinning caddisflies (Hydropsychidae). *Oikos*: 308-312.
- Vásquez, J., Ramírez-Díaz, F., & Reinoso, G. 2010. Distribución espacial y temporal de los tricópteros inmaduros en la cuenca del río Totare (Tolima-Colombia). *Caldasia* 32(1):129-148.
- Wallace, J. B. 1975. Food partitioning in net-spinning Trichoptera larvae: *Hydropsyche venularis*, *Cheumatopsyche etrona*, and *Macronema zebratum* (Hydropsychidae). *Annals of the Entomological Society of America* 68(3): 463-472.
- Wiley, M. J., & Kohler, S. L. 1981. An assessment of biological interactions in an epilithic stream community using time-lapse cinematography. *Hydrobiologia* 78(2): 183-188.

- Williams, D. D., Tavares, A. F., & Bryant, E. 1987. Respiratory device or camouflage?: A case for the caddisfly. *Oikos*: 42-52.
- Williams, N. & Hynes, H. 1973. Microdistribution and feeding of the net-spinning caddis flies (Trichoptera) of a Canadian stream. *Oikos* 24:73-84.

Cuadros y Figuras

Cuadro 1. Fauna asociada a los refugios fijos de las larvas de *Leptonema* y *Smicridea* (Hydropsychidae)

| Dueños de refugio | Orden | Familia | Género |
|----------------------|----------------|---------------------|----------------------|
| Smicridea sp. | Coleoptera | Elmidae | Indeterminado |
| | | | <i>Heterelmis</i> |
| | Collembola | Indeterminado | Indeterminado |
| | | | Indeterminado |
| | Ephemeroptera | Baetidae | <i>Baetodes</i> |
| | | Leptohyphidae | <i>Leptohyphes</i> |
| | | | <i>Tricorythodes</i> |
| | Plecoptera | Perliidae | <i>Anacroneuria</i> |
| | Trichoptera | Hydropsychidae | <i>Calopsyche</i> |
| | | | <i>Leptonema</i> |
| <i>Macronema</i> | | | |
| Leptonema sp. | Coleoptera | Hydroptilidae | Indeterminado |
| | | Philopotamidae | <i>Chimarra</i> |
| | Coleoptera | Elmidae | Indeterminado |
| | | | <i>Heterelmis</i> |
| | Collembola | Indeterminado | Indeterminado |
| | Diptera | Simulidae | <i>Simulum</i> |
| | | Indeterminado | Indeterminado |
| | Ephemeroptera | Baetidae | <i>Americabaetis</i> |
| | | | <i>Baetodes</i> |
| | | Leptohyphidae | <i>Leptohyphes</i> |
| <i>Thraulodes</i> | | | |
| Trichoptera | Hydropsychidae | <i>Traverella</i> | |
| | | <i>Cora</i> | |
| Odonata | Polythoridae | <i>Anacroneuria</i> | |
| Plecoptera | Perliidae | <i>Calopsyche</i> | |
| Trichoptera | Hydropsychidae | <i>Leptonema</i> | |
| | | <i>Macronema</i> | |
| | | <i>Smicridea</i> | |
| | | Hydroptilidae | Indeterminado |
| | | Philopotamidae | <i>Chimarra</i> |

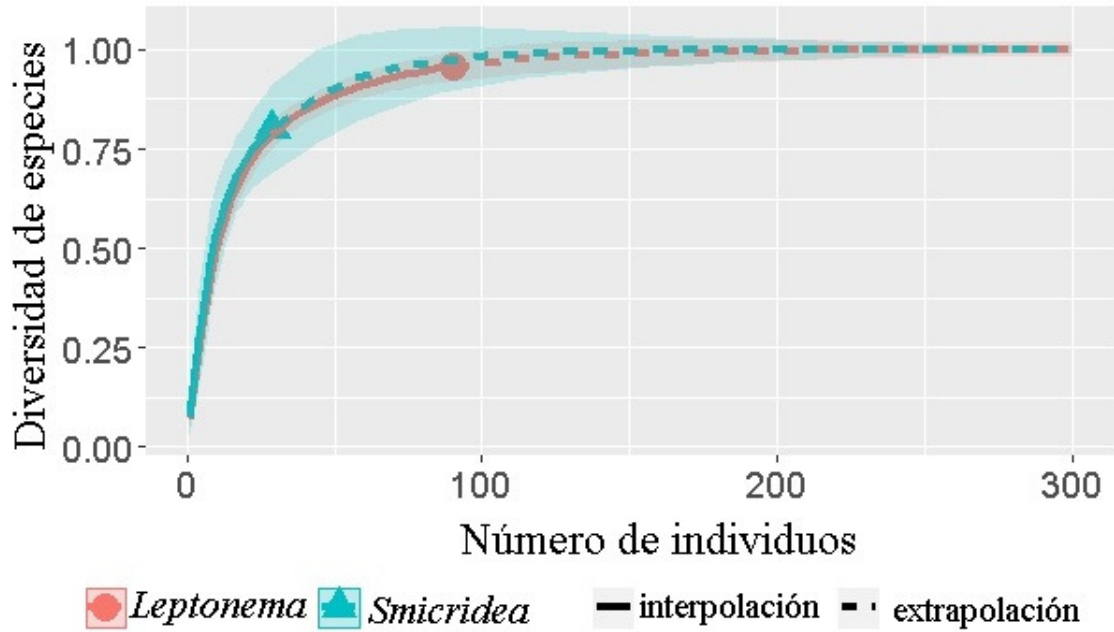


Figura 1. Curva de rarefacción para la fauna asociada a los refugios fijos de las larvas de *Leptonema* y *Smicridea* (Hydropsychidae).

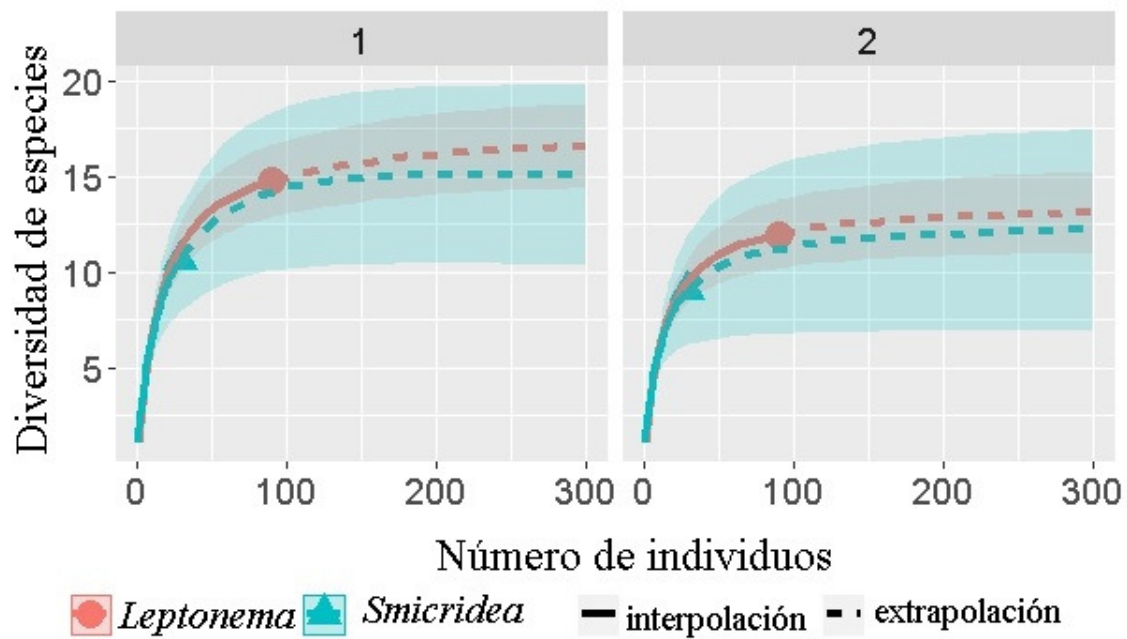


Figura 2. Diversidad, basada en números de Hill (1 y 2), en los refugios fijos de las larvas de *Leptonema* y *Smicridea* (Hydropsychidae)

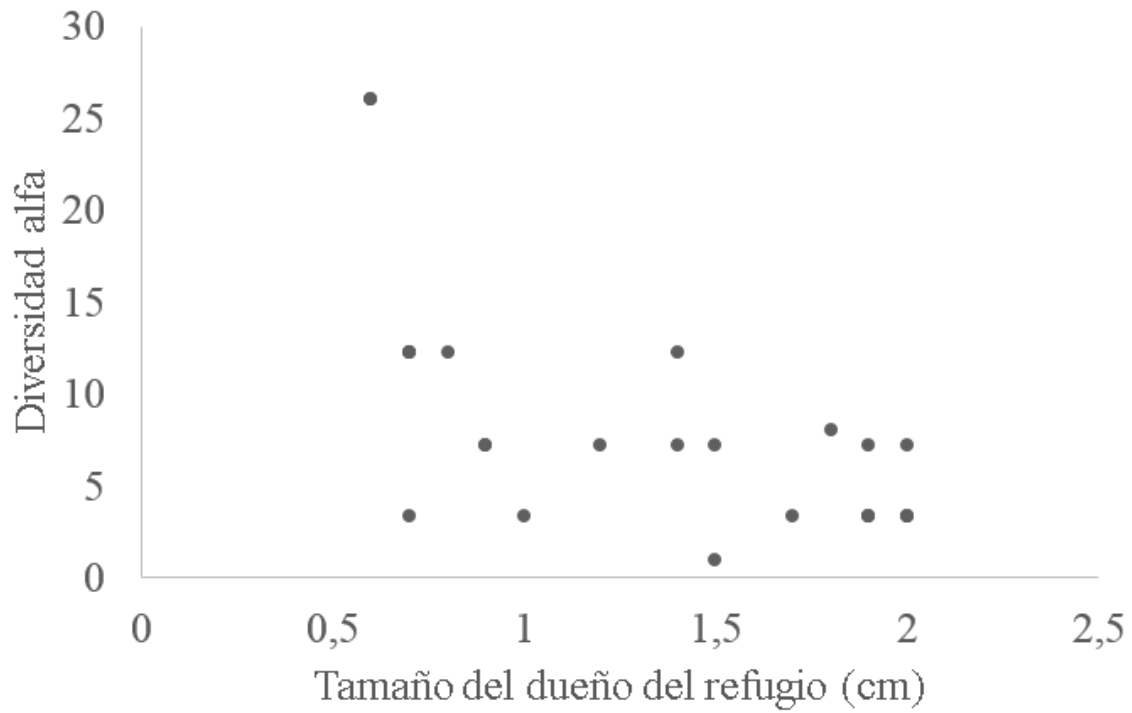


Figura 3. Relación del tamaño de la larva constructora del refugio y la diversidad de especies asociada, para refugios de *Leptonema*.

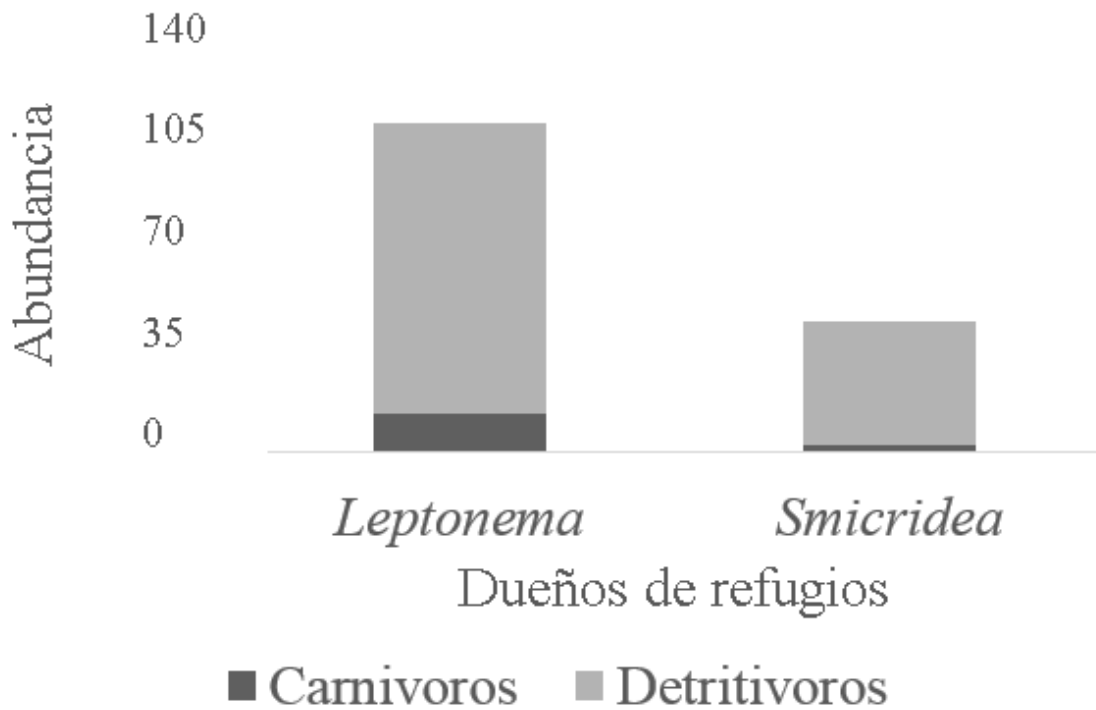


Figura 4. Abundancia, según su alimentación, de la fauna asociada en los refugios fijos de *Leptonema* y *Smicridea* (Hydropsychidae).

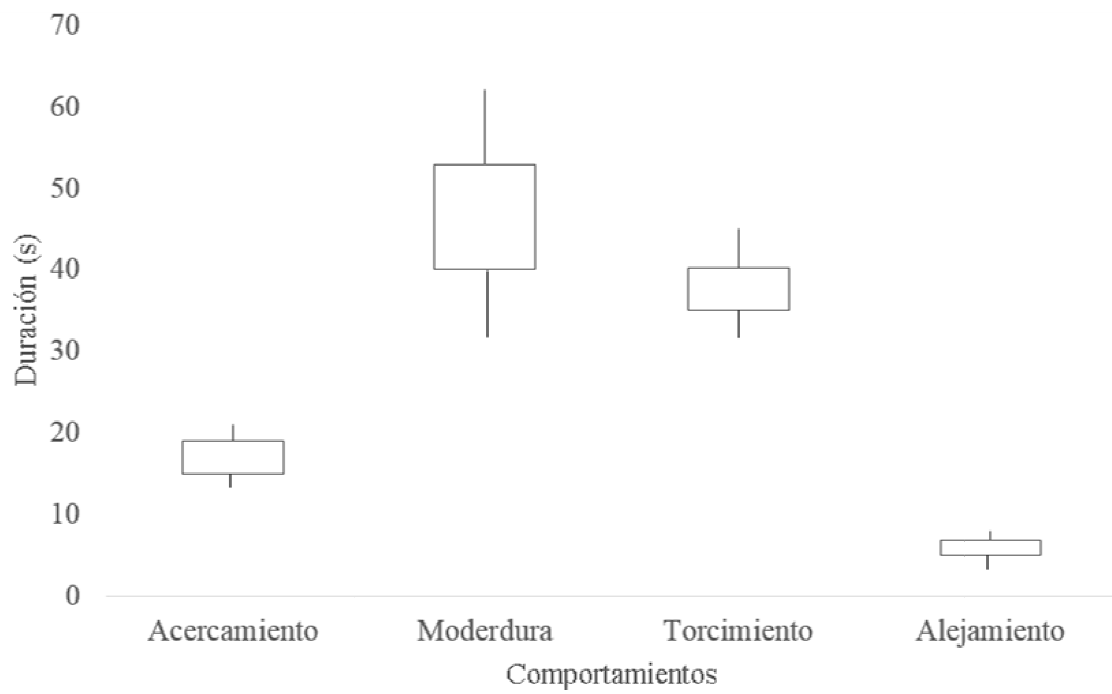


Figura 5. Duración de los comportamientos de un encuentro agresivo intraespecífico de *Leptonema* (Hydropsychidae).

Variación de rasgos funcionales foliares en árboles especialistas y generalistas ecológicos en un bosque tropical lluvioso en Costa Rica

María José Mata-Quirós

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

La variación de las identidades taxonómicas en sus rasgos funcionales y los patrones adaptativos independientes se entienden como estrategias ecológicas. El generalismo y especialismo, y el contraste de desempeño bajo distintas condiciones ambientales ha sido asociado con diferencias en plasticidad de las reacciones fenotípicas, en general esperando una coincidencia entre el generalismo y una alta plasticidad fenotípica. Existe evidencia que sugiere que no se puede generalizar este patrón, y que la variación intraespecífica tiene un peso mayor al que se esperaba en el pasado. En este estudio se planteó describir las diferencias en la plasticidad fenotípica y las fuentes de variación en rasgos funcionales con respecto a la captación y aprovechamiento de la radiación solar en seis especies de árboles en un bosque lluvioso en Costa Rica con alta heterogeneidad en estados de sucesión. Se encontró que el área foliar, el área foliar específica y el grosor de la hoja son altamente variables, pero la magnitud de esa variación no responde a la naturaleza generalista o especialista de las especies. Utilizando modelos lineales mixtos se encuentra que la variación de los rasgos no responde a estas categorías, al estado ontogénico ni la exposición a la radiación, sino que está dada principalmente por diferencias entre y dentro de las especies.

Palabras clave: modelos lineales mixtos, partición de varianza, especies umbrófilas, especies heliófilas, variación intraespecífica, plasticidad.

Las diferencias morfológicas entre las especies de plantas surgen como distintas maneras de adquirir los mismos recursos (Westoby *et al.* 2002), a modo de adaptaciones mediadas por filtros ambientales que seleccionan estados de carácter o rasgos respuesta (Garnier *et al.* 2016). Una hipótesis central en ecología comparativa es que las diferencias en los valores de los rasgos de las especies son la base de su éxito en hábitats con condiciones ambientales contrastantes en las que pueden potencialmente establecerse, persistir y reproducirse. En otros términos, los valores de los rasgos en los individuos influyen en su desempeño en un momento y espacio determinado (Westoby & Wright 2006). Los rasgos morfológicos, fisiológicos y fenológicos que impactan el desempeño indirectamente por sus efectos en el crecimiento, reproducción y supervivencia son llamados rasgos funcionales (Violle *et al.* 2007).

La variación inter e intra-específica en las plantas respecto a la adquisición y uso de recursos y su habilidad competitiva determina la distribución de las especies y los patrones de ensamblaje de las comunidades (Cornwell & Ackerly 2009, Jung *et al.* 2010, Garnier *et al.* 2016). La plasticidad fenotípica, como una manifestación de la variación intraespecífica, se refiere a la capacidad de un genotipo individual de producir múltiples fenotipos en respuesta a las condiciones ambientales (Pigliucci 2001). Cuando esta plasticidad tiene un carácter adaptativo, permite a las especies habitar un espacio ambiental a través de individuos o poblaciones especializados (Slatyer *et al.* 2013); es decir, tiene el potencial de modelar la tolerancia de las especies a un rango de condiciones o recursos a lo largo de un gradiente ambiental (Garnier *et al.* 2016).

La ubicación de las especies en los ejes de variación, y los patrones adaptativos independientes de las identidades taxonómicas (Silvertown *et al.* 1993), se entienden como estrategias ecológicas (Westoby 2002). Una clasificación amplia de las estrategias

ecológicas es la de especies generalistas y especialistas. Este contraste de desempeño bajo distintas condiciones ambientales ha sido asociado con diferencias en plasticidad de las reacciones fenotípicas, en general esperando una coincidencia entre el generalismo y la plasticidad fenotípica (van Tienderen 1997) y por lo tanto una mayor variación en los rangos funcionales (Bradshaw 1965; Richards *et al.* 2006).

De cumplirse este patrón, las especies generalistas tendrían el potencial de modificar sus rasgos funcionales a través de diferentes ambientes en mayor medida y así podrían mantener un desempeño estable incluso en condiciones subóptimas ('fitness homeostasis' sensu Richards *et al.* 2006). Sin embargo, alguna evidencia sugiere que no se puede generalizar este patrón. Dostál *et al.* (2017) encontraron una mayor plasticidad en especialistas ecológicos, y menor en especies con nichos amplios, y discuten que la plasticidad morfológica a nivel de especies indica la sensibilidad de la planta a cambios ambientales, y no refleja un proceso adaptativo que genere estabilidad a través de ambientes distintos.

Estudiar los patrones de plasticidad dentro de categorías ecológicas permite también estudiar las fuentes de esa variación. Recientemente se ha encontrado que la variación intraespecífica tiene un papel importante en los estudios funcionales a nivel de comunidad (Albert *et al.* 2010, Mitchell & Bakker 2014, Siefert *et al.* 2015, Carlucci *et al.* 2015) llegando a abarcar la mayoría de la composición funcional de las comunidades (Rozendaal *et al.* 2006).

Por esta razón, se plantea analizar la plasticidad y las fuentes de variación en rasgos funcionales con respecto a sus requerimientos lumínicos, de seis especies de árboles en un bosque tropical lluvioso en el sur de Costa Rica. Para esto se evaluarán especies generalistas o especialistas respecto a las condiciones lumínicas; tomando como generalistas las especies umbrófilas, ya que durante sus primeras etapas de desarrollo están expuestas a condiciones de sombra y eventualmente al alcanzar el dosel pueden ocupar sitios con alta exposición, mientras que las especialistas son especies heliófilas en las que el desarrollo óptimo se da en condiciones de alta luminosidad a lo largo de su vida.

Materiales y métodos

Sitio de estudio. — El experimento se llevó a cabo entre los días 28 de enero y 07 de febrero del 2017, en El Campo de Aguabuena, Osa, Puntarenas, Costa Rica (8°42'1.60" N, 83°30'50.40" W; 70 msnm). La precipitación media anual varía entre 3000 y 4000 mm y la temperatura promedio entre 24-27 °C (Vílchez & Rocha 2004), correspondiendo con un bosque muy húmedo tropical (Holdridge *et al.* 1971). Los árboles estudiados estuvieron en un área alrededor de las instalaciones del Laboratorio Interdisciplinario Osa-Golfito abarcando parches de bosque con diferente composición y estado de sucesión, incluyendo una plantación de cacao abandonada, parches de bosque secundario en sucesión media, y parches de bosque de sucesión avanzada; en un rango de 60 a 292 m.s.n.m.

Especies de estudio. — Se estudiaron tres especies consideradas especialistas y tres consideradas generalistas en cuanto al gradiente lumínico que pueden tolerar. Además de su estrategia ecológica, la abundancia relativa en la zona fue otro criterio de selección (Grime 1998, Dostál *et al.* 2017).

Las especies *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb. (Malvaceae), *Luehea seemannii* Triana & Planch. (Malvaceae) y *Anacardium excelsum* (Bertero & Balb. ex Kunth) Skeels (Anacardiaceae) fueron clasificadas como heliófilas por su hábito pionero

asociado a vegetación secundaria (Janzen 1991, Butterfield 1996). Las especies *Otoba novogranatensis* Moldenke (Myristicaceae), *Brosimum utile* (Kunth) Oken (Moraceae) y *Calophyllum longifolium* Willd. (Clusiaceae) fueron clasificadas como umbrófilas y generalistas respecto a sus requerimientos lumínicos debido a que generalmente se encuentran asociadas a ambientes sombreados en el sotobosque hasta que alcanzan cierta altura en la que se convierten en árboles emergentes y sobresalen del dosel o se crea un claro en el bosque y continúan su desarrollo con una alta exposición lumínica (Janzen 1991, Butterfield 1996).

Diseño experimental. — Para cada especie considerada se tomaron entre 15 y 20 individuos, considerando desde plántulas hasta árboles adultos, siendo el criterio de selección para árboles grandes la posibilidad de alcanzar una rama con una podadora telescópica. Dado que muchos rasgos están involucrados en las respuestas de las plantas a la luz (Valladares & Niinemets 2008), y que existen limitaciones logísticas que impiden abarcar todas estas posibles respuestas, se escogieron rasgos indicadores de la estrategia de uso de recursos. A los árboles se les midió el diámetro a la altura del pecho (1.5 m, en adelante abreviado *dap*) para las plantas con alturas de más de 1.5 m, utilizando una cinta diamétrica; la altura, con una cinta métrica en el caso de las plantas de menos de 2 m, y utilizando un clinómetro para las de más de 2 m. En cada árbol se seleccionó una rama, y dentro de cada una se seleccionó la tercera, cuarta y quinta hoja a partir del meristemo del ápice de la rama, siempre y cuando fueran hojas maduras en buenas condiciones en comparación al resto de la rama, en caso contrario se escogieron hojas subsiguientes que cumplieran con esas condiciones. En ellas se midió el grosor, utilizando un medidor de espesor marca Mitutoyo; el área foliar, medida a partir de fotografías con escalas con el programa Image J (Rasband 1997) y peso seco de las hojas con una balanza; los dos anteriores con el objetivo de definir el área foliar específica como medida del área de captura de luz por unidad de masa asignada (Garnier *et al.* 2006).

Además, para cada árbol se calculó un índice de exposición de la copa a la luz directa (Bechtold 2003). Este índice varía de 0 a 5 con los siguientes parámetros: 0, individuo en sombra; 1, exposición a luz directa en un costado; 2, exposición directa en dos costados de la copa; 3, exposición en tres costados; 4, exposición en cuatro costados; 5, exposición completa de la copa a la luz directa.

Análisis de datos. — Se utilizó la altura de los organismos como estimativo de su estado ontogénico, dado que es también indicador de la posición del individuo en el dosel. Esta medida está altamente correlacionada ($R=0.80$, $p<0.0001$) con el diámetro a la altura del pecho que es una variable usualmente utilizada en su lugar. Con el objetivo de separar las medidas de variación de los árboles establecidos de las plantas jóvenes, se crearon categorías de tamaño como estimativo del estado ontogénico, se denominó adultos a los árboles con alturas mayores a 1.5 m y juveniles a los árboles con alturas de 1.5 m o menores.

Los análisis y las pruebas estadísticas se realizaron con el software R (R Core Team 2017). Se obtuvo como medida de variación el coeficiente de variación de los rasgos por especie para los rasgos área foliar específica, área foliar y grosor de lámina; esto para todas las hojas de cada especie, los adultos y los juveniles. La dispersión de los valores de los rasgos se representó gráficamente diagramas de cajas utilizando el paquete ggplot2 (Wickham 2009). Se realizaron modelos lineales para determinar si, en promedio, el índice de exposición lumínica explica los valores de los coeficientes de variación.

Para analizar la estructura de la varianza de los datos se realizaron modelos lineales mixtos ejecutados con el paquete lme4 (Bates 2010), con el método REML (*restricted*

maximum likelihood) con factores aleatorios anidados representando el orden jerárquico del muestreo, siendo el objetivo descomponer la varianza en aquella dada por la identidad de los individuos y por la variación intrínseca de las especies, no probar hipótesis sobre los tamaños de los efectos de las variables. Los factores fijos fueron la altura de los árboles, el índice de exposición a la radiación, y la categoría (umbrófilo o heliófilo); es decir, se modeló en función del estado ontogénico del individuo, su predisposición como generalista o especialista ecológico, y la estimación de la radiación a la que se encontraba expuesto en el momento del muestreo. Se generaron modelos con cada uno de estos factores como variable predictora y todas las combinaciones de las tres, sin cambiar los factores aleatorios. Se confirmó la normalidad residual de los modelos. Para discriminar entre su calidad se obtuvieron los valores de criterio de información de Akaike de Segundo orden (AICc), como es recomendado para muestras pequeñas (Burnham & Anderson 2002), con la función AICc del paquete MuMIn (Barton 2016).

Se utilizó el método de Nakagawa & Schielzeth (2013) para estimar la varianza explicada por los modelos, con la función *r.squaredGLMM* del paquete MuMIn (Bartón 2016). El valor de R^2 varía entre 0 y 1 donde 1 representa un ajuste perfecto. Este método permite estimar la variación explicada por los factores fijos (R^2_m) y el modelo completo ($R^2_c - R^2_m$), y por lo tanto también aquella explicada por los factores aleatorios de forma separada; sin embargo, no provee información sobre la varianza explicada por cada componente cuando los factores incluyen más de una variable predictora. El valor de PCV (“proportion change in variance”; Merlo *et al.* 2005) monitorea los cambios específicos de cada componente de varianza, es decir, cómo la inclusión de predictores adicionales ha reducido (o aumentado) el componente de varianza en diferentes niveles. Utilizando el modelo más complejo y el modelo nulo se calculó los cambios en la variabilidad intraespecífica, individual y la variación residual al incluir todos los factores fijos en el modelo. Estos valores se expresan de la siguiente forma:

$$C_\gamma = 1 - \frac{\sigma_\gamma^2}{\sigma_{\gamma 0}^2},$$

$$C_\alpha = 1 - \frac{\sigma_\alpha^2}{\sigma_{\alpha 0}^2},$$

$$C_\varepsilon = 1 - \frac{\sigma_\varepsilon^2}{\sigma_{\varepsilon 0}^2},$$

donde C_γ , C_α y C_ε son los respectivos valores de PCV a nivel de especie, individuo y unidades de observación, σ_γ , σ_α y σ_ε son los componentes de la varianza en el modelo completo y $\sigma_{\gamma 0}$, $\sigma_{\alpha 0}$ y $\sigma_{\varepsilon 0}$ son los componentes de la varianza en el modelo nulo, i.e. modelo con factores aleatorios como únicos predictores (Nakagawa & Schielzeth 2013).

Resultados

Se tomaron datos de un total de 329 hojas de 110 individuos de las seis especies. Dentro de las especies heliófilas, se muestrearon 19 individuos de *Anacardium excelsum* (9 juveniles y 10 árboles), 15 de *Ochroma pyramidale* (15 árboles) y 20 de *Luehea semannii* (2 juveniles y 8 árboles). De especies umbrófilas, se colectaron muestras de 18 individuos de *Callophyllum longifolium* (11 juveniles y 7 árboles), 20 de *Brosimum utile* (13 juveniles y 7 árboles) y 19 de *Otoba novogranatensis* (1 plántula y 18 árboles). Se encontró que los individuos muestreados no se ajustan estrictamente a las categorías de heliófila y umbrófila, sino que en la mayoría de los casos tanto juveniles como adultos se encontraban en un amplio rango de exposición a la radiación (Fig. 1).

En general, los coeficientes de variación basados en la media general para cada rasgo son de 0.42 para SLA, 0.93 para el área foliar y 0.28 para el grosor. El coeficiente de variación para SLA es de 0.31 en heliófilas y 0.49 en umbrófilas, para el área es 1.05 en heliófilas y 0.68 en umbrófilas, y para el grosor, 0.32 en heliófilas y 0.18 en umbrófilas. El área foliar específica (SLA) varía poco, en mayor magnitud en los árboles que en los juveniles, excepto en el caso de *B. utile* en donde los juveniles muestran una variación mucho mayor ($cv_{adultos}=0.14$, $cv_{juveniles}=0.73$) (Fig. 2). El área foliar es muy variable en todas las especies, con coeficientes de variación entre 0.34 y 0.80. En *O. pyramidale*, el área foliar presenta un rango amplio, varía entre 58.74 y 1383.34 cm². Para esta especie no se cuenta con mediciones en árboles de 1.5 m o menos; sin embargo, para los individuos de menor altura (<4 m) el área foliar presenta también un rango amplio, entre 331.45 y 1383.34 cm², lo que sugiere que la variabilidad no está concentrada en organismos de mayor tamaño. En *A. excelsum*, *L. seemannii*, *B. utile* y *C. longifolium* el coeficiente de variación es mayor en juveniles que en adultos; solamente en *O. novogranatensis* los adultos presentaron áreas foliares más variables (Fig. 3). El grosor de las hojas fue el rasgo menos variable de los estudiados. En general los coeficientes de variación están entre 0.12 y 0.22, y los juveniles y los adultos no difieren mucho, excepto en *L. seemannii* y *O. novogranatensis* en donde la variación en los juveniles es mucho menor (Fig. 4).

Al modelar los coeficientes de variación generales en función del promedio del índice de exposición de los individuos de cada especie se encontró que la exposición predice pobremente los coeficientes. Sobre el área foliar, un aumento de una unidad en el promedio del índice de exposición causa un aumento de 5% en el coeficiente de variación, y en el grosor un aumento de 1.5%, y en el caso del área foliar específica, una disminución de 6.5%; sin embargo, estos modelos explican un porcentaje muy bajo de la variación: 17% en área foliar, 39% en SLA y 30% en grosor.

Los modelos nulos, con los factores aleatorios como únicos predictores, explican un alto porcentaje de la variación en los tres rasgos ($R^2_c_{SLA}=0.85$, $R^2_c_{Área}=0.80$, $R^2_c_{Grosor}=0.91$). Los modelos con la altura del organismo, el índice de exposición o la categoría de las especies como únicos predictores fijos fueron relativamente malos modelos para SLA y Área con base en el valor de AICc, pero los porcentajes de la varianza explicada en el modelo fueron altos (entre 79.8 y 85.5%). Los valores de R^2_m para este juego de modelos mostró que estas variables predictoras como factores fijos explican poco de la variabilidad de los rasgos ($0.001 < R^2_m < 0.075$). En el caso del grosor, el modelo con la categoría como predictor fijo fue el segundo mejor modelo según el valor AICc, este modelo explica un 92% de variabilidad del rasgo, y la categoría un 9.6%. Comparativamente, las variables índice y altura explican muy poco de la variación en el rasgo ($R^2_m = 1.8$ y 0.1%, respectivamente). Las combinaciones de estos factores fijos en pares no generaron mejores modelos en ningún rasgo, pero las diferencias en la cobertura de la varianza son pequeñas; por ejemplo, el modelo con factor fijo categoría+índice fue el segundo mejor modelo para SLA y Área foliar, explicando un 79.8 y 85.5% de la varianza, respectivamente.

El modelo más complejo, que incluía la categoría (umbrófila o heliófila), el índice de exposición y la altura de los individuos fue el modelo con el mejor ajuste para el área foliar específica y el área foliar. En el SLA, el R^2_m muestra que los factores fijos explican en conjunto un 13% de la variación del rasgo. La adición de los factores fijos disminuyó la variación explicada a nivel de especies y de individuo ($PCV_{Especie}=1$, $PCV_{Individuo}=0.10$), mientras que la aumentó ligeramente a nivel de residuales ($PCV_{Residual}=-0.01$). Para el área foliar los factores fijos explican un 3.5% de la variación, y la adición de estos factores generan un aumento en la variación explicada en los tres niveles ($PCV_{Especie}=-0.02$,

$PCV_{\text{Individuo}}=-0.10$, $PCV_{\text{Residual}}=-0.01$). En el modelo completo para el grosor los factores fijos explican un 11.5% de variabilidad, y la adición de estos factores causa que se disminuya la varianza explicada a nivel de especie e individuo, y la aumenta a nivel de valores residuales ($PCV_{\text{Especie}}=0.061$, $PCV_{\text{Individuo}}=0.047$, $PCV_{\text{Residual}}=-0.007$).

Discusión

En general se encontró que el SLA, el área foliar y el grosor en las especies estudiadas son altamente variables, de forma similar se ha reportado en otros estudios un alto nivel de variación en rasgos funcionales (Bongers & Popma 1988, Rozendaal *et al.* 2006, Mitchell and Bakker 2014, Paine *et al.* 2015). Los rasgos funcionales en hojas son plásticos porque son críticos para el funcionamiento de las hojas en diferentes ambientes lumínicos; esto es, dirigen la captación de la radiación y la asignación de recursos fotosintéticos (Rozendaal *et al.* 2006). Esta alta variación ha sido asociada especialmente a especies que experimentan cambios ontogenéticos que llevan a exposiciones a la radiación contrastantes durante su vida (Popma *et al.* 1992) y con nichos ecológicos más amplios (Sides *et al.* 2014).

De la mano de estos descubrimientos se esperaba que las especies clasificadas como umbrófilas presentaran rasgos más variables; sin embargo, no se encontró evidencia que apoye esta hipótesis. Los coeficientes de variación de las especies umbrófilas y heliófilas difieren sutilmente en el área foliar específica, y de una manera más marcada en el área y el grosor. Al examinar los coeficientes de variación a nivel de especies no se encuentra un patrón muy claro en la variación de los rasgos, algunas especies son muy variables en un rasgo y poco en otros. Al comparar las variaciones entre juveniles y adultos tampoco se observan patrones generales; los juveniles de *O. novogranatensis* parecen presentar menor variación, pero al contar con una representación tan baja no se puede afirmar que exista un patrón.

Un aspecto importante a considerar respecto a este resultado, es que las categorías evaluadas no responden a la distribución de las especies en el gradiente ambiental estudiado. Dentro de las especies heliófilas solamente la especie *O. pyramidale* cumplió las expectativas de distribución porque todos los individuos se encontraron en ambientes con alta exposición a la radiación, mientras que para las otras dos especies existían individuos en ambientes lumínicos restringidos; de *A. excelsum* tres juveniles se encontraban en completa sombra según el índice utilizado, y dos individuos de más de 4 m de altura se encontraban con copas cubiertas por sombras hasta en un 50%. La especie *L. seemannii* presentó seis individuos, desde juveniles hasta árboles altos, en sitios de sombra. De la misma forma, las especies umbrófilas no se ajustaron a la categoría teórica; de las tres especies se encontraron juveniles en sitios con cobertura completa del dosel, y de *B. utile* no se encontraron árboles grandes expuestos a la radiación directa en más de un 50%.

Las diferencias morfológicas y anatómicas de las hojas se deben a cambios en el tamaño, la forma, la densidad, el grosor, o algunos de estos aspectos (Witkowski & Lamont 1991). El área foliar y la asignación de biomasa por unidad de área fotosintética es muy dependiente de factores ambientales (Lusk & Contreras 1999), por lo que las condiciones microclimáticas son muy importantes en el desarrollo de estos rasgos con alta plasticidad (Sánchez *et al.* 2010). Otros estudios han encontrado diferencias en la plasticidad del grosor en escalas más finas anatómicamente; en la especie de árbol *Cariniana legalis* (Lecythydaceae) se encontró que al comparar hojas en el borde de la copa y hojas cubiertas por sombra, la variación se da a nivel de formación de células del parénquima de empalizada más altas o aparición de más capas (Sánchez *et al.* 2010),

como mecanismo para alcanzar alta capacidad fotosintética en condiciones de alta luminosidad (Lambers *et al.* 1998). Esta plasticidad en respuesta a cambios ambientales puntuales puede explicar porque no es posible adjudicar la variación encontrada a factores más allá de la variación intrínseca de las especies.

La variabilidad en los rasgos funcionales es causada por factores complejos y no se puede explicar solamente por la heterogeneidad ambiental (Mitchell *et al.* 2016). Se ha encontrado que esta variación puede ser explicada por la composición funcional de las plantas circundantes, ya que las respuestas de plasticidad a nivel de comunidad se dan en gran parte por recambio de especies (Violle *et al.* 2009, Sides *et al.* 2014) y los efectos de composición local de especies pueden tener un impacto equivalente a cambios en factores abióticos (Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2015, Abakumova *et al.* 2016). Además, las respuestas a la variación ambiental pueden ser diferentes en dirección y magnitud entre las especies, dependiendo por ejemplo de la abundancia (Kumordzi *et al.* 2015).

En conjunto, la comparación de los coeficientes de variación de los rasgos entre las especies, las deficiencias de los modelos sobre estos y los bajos porcentajes de variabilidad explicada por la categoría en los modelos mixtos, comprueban que no hay un patrón de variación dentro las categorías; es decir, con respecto a los requerimientos lumínicos, las especies generalistas no son más plásticas en los rasgos funcionales evaluados que las especies especialistas, apoyando los resultados obtenidos en otros tipos de gradientes (Dostál *et al.* 2017). A pesar de que no se encuentran patrones de plasticidad entre las categorías, los modelos lineales mixtos reflejan complejidad en la estructura de la variabilidad de los rasgos, y resaltan la importancia de la variabilidad intraespecífica e individual en la composición de la plasticidad y la respuesta al ambiente lumínico.

Recientemente se ha acumulado evidencia que indica que las plantas exhiben un alto nivel de variación intraespecífica en rasgos funcionales (Albert *et al.* 2010, Mitchell & Bakker 2014, Carlucci *et al.* 2015, Siefert *et al.* 2015), en algunos casos llegando a explicar hasta 72% de la variación (Rozendaal *et al.* 2006). Este estudio refuerza la evidencia a favor de este patrón; los modelos mixtos sobre los rasgos muestran que la mayoría de la variación está dada por la variación entre y dentro de las especies, independientemente de las otras variables consideradas. La adición de las variables fijas en los modelos para área foliar, es decir, considerar el efecto no solo de la identidad de las especies e individuos, sino también la categoría, la posición vertical en el dosel o sotobosque y la exposición a la radiación directa, generó un aumento en la varianza explicada por la identidad. Es decir, considerarlas permite un mejor ajuste de la variabilidad entre las especies y dentro de las especies. Para los modelos de SLA y grosor la varianza explicada por el modelo nulo a nivel de especie e individuo es mayor que cuando se incluyeron las variables fijas, y en el modelo completo la variación residual es mayor, lo que significa que incluirlas empobrece el ajuste de los valores de los rasgos dado por la variación entre y dentro de las especies.

En las especies y rasgos estudiados, el estado ontogénico (con la altura como estimador indirecto) y la cobertura del dosel sobre el individuo no tienen un efecto importante sobre la variación de los rasgos, apoyando la hipótesis propuesta en la literatura (West *et al.* 1999) y evaluada en la última década (Price *et al.* 2014, Rozeendal *et al.* 2016), de que estos rasgos varían en función de las condiciones microclimáticas en los individuos, y en el ensamble de las especies a nivel de comunidad (Sides *et al.* 2014).

Descomponer la varianza utilizando el cambio en la variación en los factores aleatorios en comparación a un modelo nulo permite estudiar en detalle como el ajuste cambia en respuesta a nuevas variables, por lo que funciona como un enfoque detallado para

continuar estudiando la plasticidad intra e interespecífica. La investigación confiere información importante sobre la forma en que varían el área foliar específica, el área foliar y el grosor laminar en las especies estudiadas; considerar la tridimensionalidad de la copa y cómo eso afecta la exposición a la radiación permitiría elucidar los patrones de variación entre especies heliófilas y umbrófilas en más detalle. Además, permitió comprobar la importancia de considerar la variación intraespecífica en estudios a nivel de comunidad en el sitio y las especies estudiadas.

Agradecimientos

A los organizadores y profesores del curso y al Laboratorio Osa Golfito por facilitarnos las herramientas para desarrollar los proyectos, en particular a Eduardo Chacón por la ayuda durante el planteamiento del proyecto, la asistencia en el trabajo de campo y la revisión del manuscrito.

Referencias

- Abakumova, M., Zobel, K., Lepik, A., & Semchenko, M. 2016. Plasticity in plant functional traits is shaped by variability in neighbourhood species composition. *New Phytologist* 211:455-463.
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., & Lavorel, S. 2010. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98:604-613.
- Barton, K. 2016. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D. M. 2010. lme4: Mixed-effects modeling with R. URL <http://lme4.r-forge.r-project.org/book>.
- Bechtold, W. A. 2003. Crown position and light exposure classification-an alternative to field-assigned crown class. *Northern Journal of Applied Forest* 20:154–160.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115–155.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd ed. New York, Springer-Verlag.
- Butterfield, R. 1996. Desarrollo de especies forestales en tierras bajas húmedas de Costa Rica (No. 260). Catie, Costa Rica.
- Carlucci, M. B., Debastiani, V. J., Pillar, V. D., & Duarte, L. D. 2015. Between-and within-species trait variability and the assembly of sapling communities in forest patches. *Journal of Vegetation Science* 26:21-31.
- Cornwell, W. K. & Ackerly, D. D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109–126.
- Dostál, P., Fischer, M., Chytrý, M., & Prati, D. 2017. No evidence for larger leaf trait plasticity in ecological generalists compared to specialists. *Journal of Biogeography* 44:511-521.
- Garnier, E., Navas, M. L., & Grigulis, K. 2016. Plant functional diversity: organism traits, community structure, and ecosystem properties. Oxford University Press. UK.

- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902-910.
- 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: Pergamon Press. Oxford, England.
- Janzen, D. H. 1991. *Historia Natural de Costa Rica*. San José: Universidad de Costa Rica.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Miller, S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98:1134–1140.
- Kumordzi, B. B., Wardle, D. A., & Freschet, G. T. 2015. Plant assemblages do not respond homogenously to local variation in environmental conditions: functional responses differ with species identity and abundance. *Journal of Vegetation Science* 26:32-45.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Börger, L., Quero, J. L., García-Gómez, M., Soriano, S., Maestre, F. T., & Gross, N. 2015. Traits of neighbouring plants and space limitation determine intraspecific trait variability in semi-arid shrublands. *Journal of ecology* 103:1647-1657.
- Lambers H, Chapin S., Pons T. J. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York, p. 540.
- Lusk C. H, Contreras O. 1999. Foliage area and crown nitrogen turnover in temperate rain forest juvenile trees of differing shade tolerance. *Journal of Ecology* 87:973–83.
- Mitchell, R. M. and Bakker, J. D. 2014. Intraspecific trait variation driven by plasticity and ontogeny in *Hypochaeris radicata*. *PLoS One* 9:e109870.
- Mitchell, R. M., Wright, J. P. & Ames, G. M. 2016. Intraspecific variability improves environmental matching, but does not increase ecological breadth along a wet-to-dry ecotone. *Oikos* 126:988-995.
- Merlo, J., Yang, M., Chaix, B., Lynch, J., & Råstam, L. 2005. A brief conceptual tutorial on multilevel analysis in social epidemiology: investigating contextual phenomena in different groups of people. *Journal of Epidemiology & Community Health* 59:729-736.
- Nakagawa, S., and H. Schielzeth. 2013. A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4:133-142.
- Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. John Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Popma, J., Bongers, F. & Werger, M.J.A. 1992. Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. *Oikos* 63:207–214.
- Paine, C. E. T., Amissah, L, Auge, H., Baraloto, C., Baruffol, M., Bourland, N., Bruelheide, H., Daïnou, K., de Gouvenain, R. C., Doucet, J., Doust, S., ..., Hector, A. 2015. Data from: Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. *Dryad Digital Repository*. <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.h9083>
- Price, C. A, Wright, I. J., Ackerly, D. D., Niinemets, U, Reich, P. B., Veneklaas, E. J. 2014. Are leaf functional traits "invariant" with plant size, and what is "invariance" anyway? *Functional Ecology* 28:1330-1343.
- R Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Rasband, W. S. 1997. ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>.
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J. & Pigliucci, M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9:981–993.
- Rozendaal, D. M. A., Hurtado, V. H., & Poorter, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20:207-216.
- Sánchez, M. C., Ribeiro, S. P., Dalvi, V. C., da Silva Junior, M. B., De Sousa, H. C., & de Lemos-Filho, J. P. 2010. Differential leaf traits of a neotropical tree *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae): comparing saplings and emergent trees. *Trees* 24:79-88.
- Sides, C. B., Enquist, B. J., Ebersole, J. J., Smith, M. N., Henderson, A. N., & Sloat, L. L. 2014. Revisiting Darwin's hypothesis: Does greater intraspecific variability increase species' ecological breadth? *American journal of botany* 101:56-62.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., Dantas, ... & Wardle, D. A. 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18:1406-1419.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., & Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography--relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81:465-476.
- Slatyer, R.A., Hirst, M. & Sexton, J.P. 2013. Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecology Letters* 16:1104–1114.
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:237-257.
- Van Tienderen, P. H. 1997. Generalists, specialists, and the evolution of phenotypic plasticity in sympatric populations of distinct species. *Evolution* 51:1372-1380.
- Vílchez, B & Rocha, O. 2004. Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido en la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Kurú* 1:1-14.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- West, G. B., Brown, J. H. & Enquist, B. J. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400:664–667.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics* 33:125-159.
- Westoby, M., & Wright, I. J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 261-268.
- Wickham, H. 2009. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.

Witkowski E. T. F, Lamont B. B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88:486–93

Cuadros y Figuras

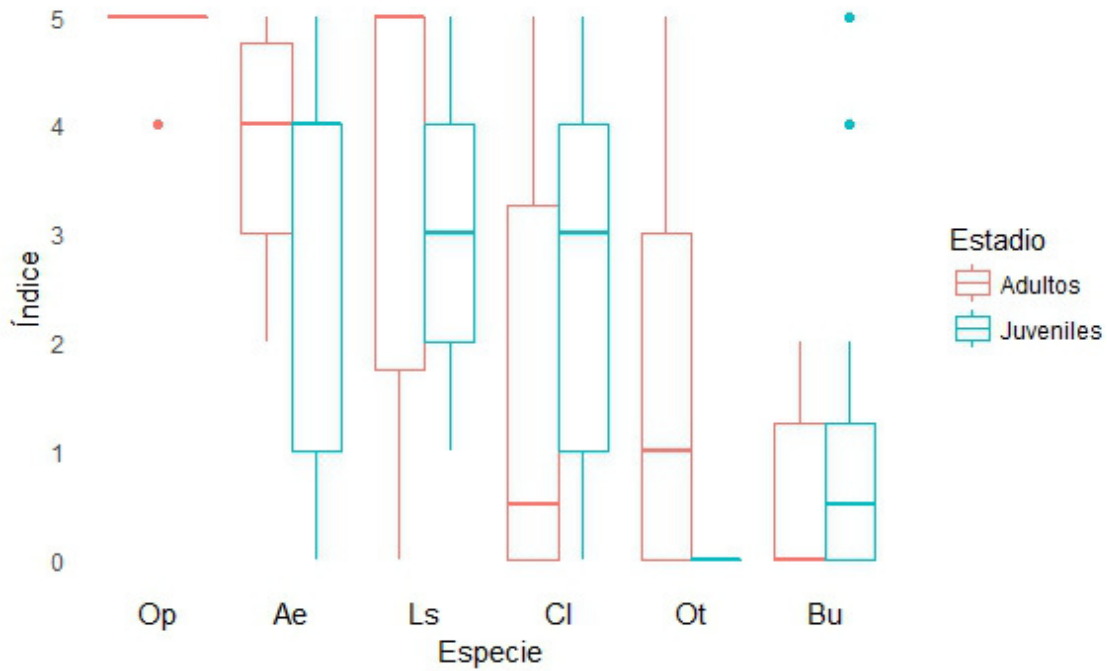


Figura 1. Distribución de las plantas consideradas en el muestreo a través del gradiente lumínico. Se muestra el valor promedio del rasgo (línea central) y el primer y tercer cuartil (líneas en extremo inferior y superior del rectángulo, respectivamente). Heliófilas: Op=*Ochroma pyramidale*, Ae=*Anacardium excelsum*, Ls=*Luehea seemanii*. Umbrófilas: Cl= *Calophyllum longifolium*, Ot=*Otoba novogranatensis*, Bu=*Brosimum utile*.

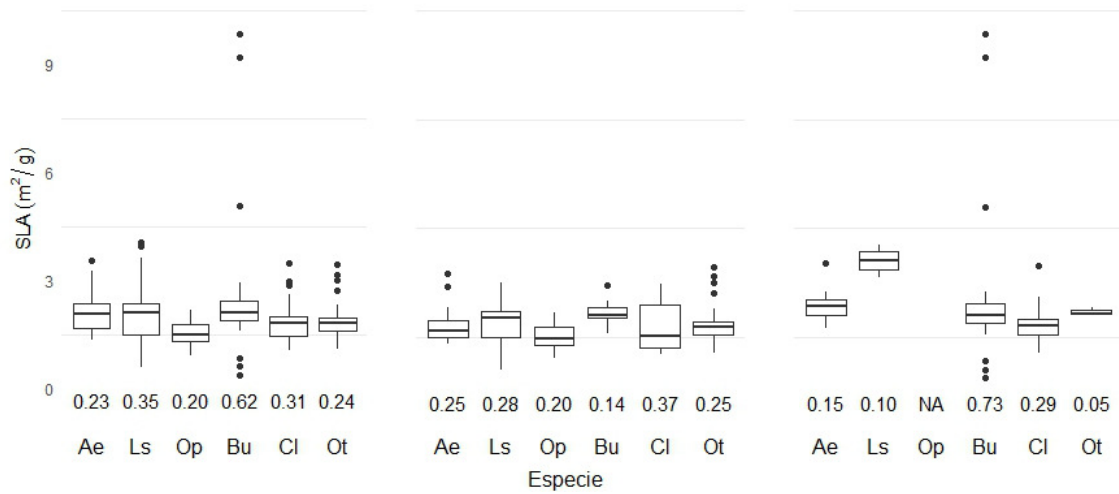


Figura 2. Variación intraespecífica del área foliar específica para seis especies de árboles. Las figuras corresponden a diagramas de cajas y muestran (i) el valor promedio del rasgo (línea central) (ii) primer y tercer cuartil (líneas en extremo inferior y superior del rectángulo, respectivamente). En el eje x se muestran cada una de las especies y su respectivo coeficiente de variación. El gráfico de la izquierda incluye todos los datos por especie, el gráfico del centro muestra solamente los datos de árboles de más de 1.5 m de altura, y el gráfico de la izquierda solo los datos de árboles de 1.5 m de altura o menos. Heliófilas: Ae=*Anacardium excelsum*, Ls=*Luehea seemanii*, Op=*Ochroma pyramidale*. Umbrófilas: Bu=*Brosimum utile*, Cl= *Calophyllum longifolium*, Ot=*Otoba novogranatensis*.

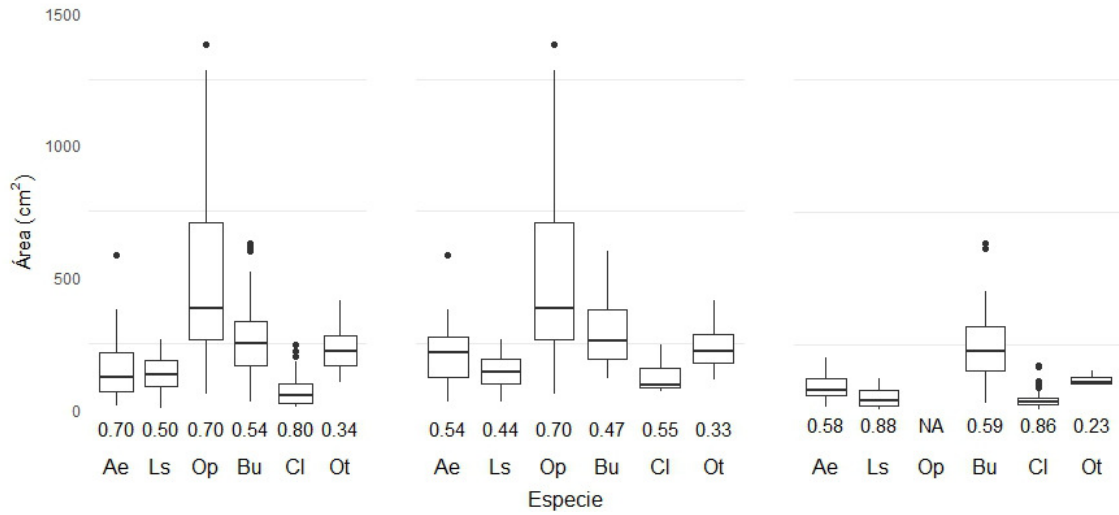


Figura 3. Variación intraespecífica del área foliar para seis especies de árboles. Las figuras corresponden a diagramas de cajas y muestran (i) el valor promedio del rasgo (línea central) (ii) primer y tercer cuartil (líneas en extremo inferior y superior del rectángulo, respectivamente). En el eje x se muestran cada una de las especies y su respectivo coeficiente de variación. El gráfico de la izquierda incluye todos los datos por especie, el gráfico del centro muestra solamente los datos de árboles de más de 1.5 m de altura, y el gráfico de la izquierda solo los datos de árboles de 1.5 m de altura o menos. Heliófilas: Ae=*Anacardium excelsum*, Ls=*Luehea seemanii*, Op=*Ochroma pyramidale*. Umbrófilas: Bu=*Brosimum utile*, Cl= *Calophyllum longifolium*, Ot=*Otoba novogranatensis*.

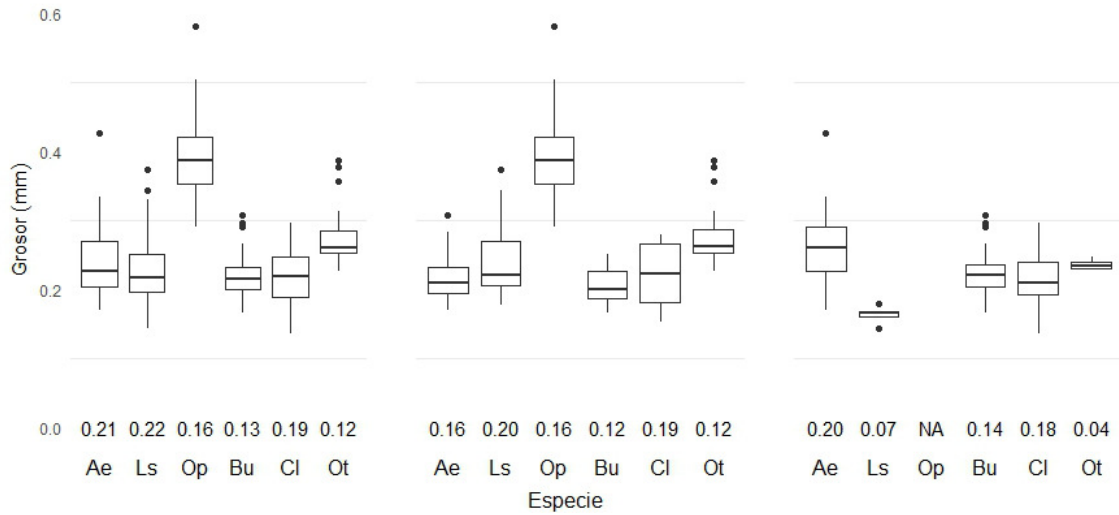


Figura 4. Variación intraespecífica del grosor laminar para seis especies de árboles. Las figuras corresponden a diagramas de cajas y muestran (i) el valor promedio del rasgo (línea central) (ii) primer y tercer cuartil (líneas en extremo inferior y superior del rectángulo, respectivamente). En el eje x se muestran cada una de las especies y su respectivo coeficiente de variación. El gráfico de la izquierda incluye todos los datos por especie, el gráfico del centro muestra solamente los datos de árboles de más de 1.5 m de altura, y el gráfico de la izquierda solo los datos de árboles de 1.5 m de altura o menos. Heliófilas: Ae=*Anacardium excelsum*, Ls=*Luehea seemanii*, Op=*Ochroma pyramidale*. Umbrófilas: Bu=*Brosimum utile*, Cl= *Calophyllum longifolium*, Ot=*Otoba novogranatensis*.

Resiliencia de ríos afectados por extracción artesanal de oro: el rol de los afluentes como recuperadores de la biodiversidad

María José Monge-Salazar

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; marijo92_2@hotmail.com

En la actualidad, los humanos utilizamos más de la mitad de las fuentes de aguadulce y en muchos casos, esto provoca la pérdida de la diversidad biológica. En Costa Rica, la minería de oro es una actividad económica que afecta en gran medida a los ríos. La extracción de oro artesanal es una técnica que utiliza la canalización y bateo del sedimento para la extracción de oro, debido a la falta de tecnología se cree que es menos dañina que otras formas de extracción pero su impacto sobre el ecosistema dulceacuícola sigue poco estudiado. El objetivo de este trabajo fue evaluar el impacto de la extracción artesanal de oro en las comunidades de insectos acuáticos y determinar el efecto de la cercanía a un afluente en la resiliencia del río. Para esto se recolectaron insectos acuáticos por una semana en zonas afectadas por minería y se midió la composición de la comunidad de macroinvertebrados. La minería artesanal produce una marcada reducción en la riqueza y abundancia de los grupos, así como cambios importantes en la composición de las comunidades. Esta reducción sin embargo es mitigada después del canaleo, luego de encontrarse con un afluente aparentemente no alterado. Mantener una distancia considerable entre sitios de oreo podría ser una opción para un desarrollo sostenible de esta actividad ya que permite la restauración de la biodiversidad.

Palabras claves: Península de Osa, Insectos acuáticos, Conservación, Estructura de la comunidad, Restauración de quebradas, Alteración antropogénica.

Actualmente, la intervención de los humanos en los ecosistemas siempre trae consigo problemas de conversión de tierras, consumo desmedido de recursos (Turner *et al.* 1991), alteración de los hábitats y en la composición de especies (McKinney 2002), disrupción de los procesos hidrológicos (Arnold & Gibbons 1996) y modificación del flujo de energía y el ciclo de los nutrientes (Vitousek *et al.* 1997, Grimm *et al.* 2000). Los humanos utilizamos hoy en día más de la mitad de las fuentes de aguadulce (Postel *et al.* 1996) y con ello provocamos la pérdida de la diversidad biológica (White & Pickett 1985, Camargo 1998, Poff & Ward 1990).

La estabilidad de las comunidades en los ecosistemas se define como la constancia relativa de la abundancia de especies a través del tiempo y frente a los disturbios (Holling 1973, Connell & Sousa 1983). Esta consta de dos componentes, el primero es la resistencia o la habilidad de un conjunto de organismos para no cambiar por los disturbios (Rader *et al.* 2008) y el segundo es la resiliencia, que es el retorno de la comunidad a las condiciones antes de la perturbación (Holling 1973, Gunderson *et al.* 2002).

Los disturbios en los ecosistemas dulceacuícolas ocurren cuando fuerzas potencialmente dañinas son aplicadas al sistema (Glasby & Underwood 1996). En Costa Rica, la minería de oro es una de las actividades económicas que afecta en gran medida a las redes hidrográficas (Espinoza 2008). La minería de oro se ha practicado desde tiempos que preceden la Conquista Española y fue una importante actividad para las comunidades indígenas (Berrangé 1987). Para la extracción de este elemento a nivel global se han desarrollado una variedad de técnicas, las cuales van desde el bateo artesanal a el uso de tecnología más sofisticada incluyendo minería a cielo abierto, excavadoras, desvío del curso del río y el lavado de tierra, algunos con grandes bombas propulsadas por gasolina o el uso de químicos contaminantes (Naughton 1993). La

minería de oro artesanal, usa procesos simples de extracción del oro, sin embargo, en muchas ocasiones las partículas muy finas necesitan el empleo de mercurio para la total recuperación del oro (Malm 1998). El bateo de oro es la técnica más sencilla para la búsqueda de oro y suele usarse de forma individual (Malm 1998).

Aunque algunas técnicas son más dañinas para el ecosistema que otras, en general todas afectan de forma negativa a la vida acuática y en algunos sitios incluso, las actividades de minería de oro amenazan la permanencia de extraordinaria biodiversidad (Naughton 1993). De todas las técnicas, la extracción artesanal por medio del bateo parece ser la de menor efecto en el ecosistema, sin embargo, aún faltan estudios que determinen el verdadero impacto de esta técnica y su metodología asociada en los ecosistemas dulceacuícolas.

Por este motivo, el presente trabajo tiene como objetivos (1) determinar el efecto de la minería artesanal en la riqueza, abundancia y composición de las comunidades de insectos acuáticos y (2) especificar cómo influye la unión de una quebrada alterada con un afluente aparentemente no alterado en la resiliencia final de esta quebrada. Con el fin de responder estas preguntas, se mantuvieron tres hipótesis siendo estas; (1) la abundancia y riqueza de las especies se ve afectada por la extracción de oro, ya que ésta provoca cambios físicos en la estructura de la quebrada que destruyen microhábitats necesarios para el establecimiento de ciertos órdenes de insectos, (2) la estructura de la comunidad cambia según su composición y según la resistencia que tengan ciertos órdenes a la perturbación y (3) la presencia de un afluente que comunica con la zona de oreo influye en la diversidad de insectos acuáticos. Asimismo se tienen como respectivas predicciones; (1) los cambios físicos que sufre la quebrada producto de la alteración humana se reflejan en disminuciones en la diversidad y riqueza de especies (Gunderson *et al.* 2002, Folke *et al.* 2004), (2) los carnívoros al ser un grupo vulnerable, serán los más afectados por la perturbación de su hábitat y (3) la diversidad de insectos acuáticos que vienen del afluente ayuda a recuperar los órdenes de insectos perdidos por causa de la minería.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio. – La investigación se llevó a cabo del 29 de enero al 05 de febrero del 2017, en Rincón, Osa, Puntarenas, Costa Rica. Los datos se obtuvieron de la quebrada Aguabuena ubicada en la Península de Osa, en la costa pacífica del sur de Costa Rica. El clima de la península es típico de zonas bajas y calientes (McDiarmid & Savage 2005). Históricamente, los bosques de la Península de Osa han estado protegidos naturalmente debido a dificultades de acceso al área. Esta condición ha ayudado a mantener el área con una diversidad alta, incluyendo algunas especies endémicas y subespecies (Vaughan 2012).

Específicamente para la zona de Rincón de Osa, Holdridge & Grenke (1971) estimaron que la temperatura anual promedio está entre 26.4°C y 27.8°C con un promedio de 27.5°C y la precipitación promedio anual es de 3,909 mm por lo que pertenece a la zona de vida del bosque tropical húmedo (Holdridge 1967). Esta zona es un ejemplo en el cual se observan conflictos entre los conservacionistas y los intereses de la comunidad local acerca del uso de la tierra en sitios cercanos al bosque (Naughton 1993). Se presentan problemas en torno a la tala ilegal, la minería artesanal, la cacería y la conversión de tierras. Los ríos de esta zona abastecen de agua a distintas comunidades pero han sido poco estudiados en términos de biodiversidad y de factores físico-químicos.

Especies de estudio. - Los insectos acuáticos son organismos que se ven muy afectados por los cambios en la estructura física de los ríos y quebradas (Springer *et al.* 2010). Estos organismos son de los macroinvertebrados más diversos y ampliamente distribuidos en los ríos, por lo que son indicativos de la salud de estos (Springer *et al.* 2010). Asimismo representan un recurso importante para otros organismos dentro de la cadena trófica.

El uso de macroinvertebrados acuáticos es mejor para estudios de impacto ambiental ya que el efecto de la perturbación se ve reflejado en estas comunidades y se puede estudiar incluso tiempo después de la afectación, mientras que otros estudios químicos no logran detectar el contaminante que se va con el cauce del río o incluso fallan con este tipo de alteración que es mayoritariamente del tipo físico (Hawkes 1979).

Estudiar la diversidad de insectos acuáticos en distintas quebradas es importante para ampliar el conocimiento sobre estos grupos en Costa Rica. Estudios sobre la composición de estas comunidades reflejan mejor el impacto de un disturbio ecológico (Umaña-Villalobos 1998). Aún así, mantener registros de la diversidad de ciertas quebradas podría ser una herramienta para la preservación de la biodiversidad de estos ecosistemas (Paine *et al.* 1998; Gunderson *et al.* 2002), especialmente debido a la gran diversidad que mantiene la Península de Osa.

Toma de datos. - Se estudió una misma quebrada en dos puntos distintos según las zonas de oreo, separados de aproximadamente 1 km entre ellas. Cada punto de muestreo correspondió a sitio activo de extracción de oro (zona de oreo). El primer sitio se encontraba en el punto satelital 8° 42' 10.008" N, 83° 31'13.692" O y la segunda en el punto 8° 42' 11.124" N, 83° 31' 45.480" O.

Se tomaron muestras de macroinvertebrados en 12 puntos distintos para cada sitio de oreo. Dentro de la zona de perturbación se tomaron 3 muestras, la primera ubicada 5 m después del inicio de la alteración y la segunda 5 m antes del final de la alteración. Asimismo se tomó una muestra en el medio de la zona alterada. Estas 3 réplicas sirvieron para caracterizar la diversidad en la zona de minería.

En ambas áreas, había un afluente al final de la zona de oreo. En la zona antes de la alteración, se tomaron muestras a los 5, 15 y 35 m antes del inicio de ésta y para el afluente también se tomaron muestras a los 5, 15 y 35 m antes de cruzarse con la quebrada y a los 5, 15 y 35 m después de juntarse con la quebrada (Fig. 1). Esto con el fin de determinar cómo se modificaba la comunidad de insectos proveniente de la zona de oreo y ver si algunas especies que se encontraban después de esta provenían del afluente.

Para cada punto de muestreo se registró su posición geográfica con un GPS Garmin 62 y se determinaron la cantidad de microhábitats acuáticos, descritos según su naturaleza en 12 categorías; "bajo rocas", "poza profunda", "corriente", "madera", "raíces sumergidas", "arena", "barro", "hojarasca", "poza somera", "paredón", "catarata" y "suelo rocoso".

La recolección de especímenes se dio de 9 am a 12 md aproximadamente, intentando dedicar de 1 h a 1.5 h de recolección en cada sitio. En cada punto de muestreo, se colocaron 4 banderines que delimitaban el área de muestreo. Para esto, se colocaron dos banderines a un lado del cauce, separados de 1 m entre ellos, seguido se colocaron otros dos banderines al otro lado del cauce, alineados con los 2 primeros y separados también por 1 m. Con esto se determinó el área muestreada usando la fórmula del área de un trapecio, fijando en la fórmula, la altura como 1 metro y considerando los anchos del cauce como las bases del trapecio. Con el área se calculó la densidad de individuos por unidad de área.

Los especímenes fueron colectados por medio de un colador de plástico, una bandeja de color blanco de 25*15 cm con el fin de facilitar la detección de los organismos en movimiento y pinzas finas suaves. Se buscó en todos los microhábitats vistos, intentando recolectar todos los individuos encontrados y depositándolos en viales con alcohol al 70%. Los individuos fueron llevados al laboratorio de la Estación Biológica de la UCR en Rincón de Osa y se identificaron a familia o género cuando fue posible gracias a las claves para macroinvertebrados acuáticos de Springer *et al.* (2010) y Roldán-Pérez (1988). El mayor nivel de identificación para los órdenes Diptera y Coleoptera fue a familia y para el resto de los órdenes se llegó a género. Posteriormente, los especímenes fueron depositados en la colección de insectos acuáticos del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica.

Análisis estadístico. – Para cada sitio se determinó la riqueza y la abundancia de especies según la zona de muestreo. Los datos no se corrigieron por área debido al sesgo que esto produce con áreas pequeñas, por lo que los análisis siguientes se realizaron con abundancia y riqueza totales. Se realizó una curva de dominancia y pruebas de Kolmogorov-Smirnov para observar cómo es la estructura general de las comunidades y un análisis de agrupamiento con el índice de Bray-Curtis para observar qué tan similar es la composición de las comunidades entre ellas.

Con el fin de evaluar si la extracción de oro artesanal afecta a las comunidades de insectos acuáticos se graficaron la riqueza y la abundancia de los taxones según el área muestreada. Esto se hizo evaluando los taxones de forma general y según su nivel trófico. Los niveles tróficos se clasificaron en “filtrador”, “carnívoro”, “herbívoro”, “carroñero” y “generalista” según su forma más común de alimentación. Para comprobar cada uno de estos análisis se realizaron pruebas de Chi² y con ayuda de estas pruebas también se evaluó si el afluente ayuda a la recuperación de los grupos en la quebrada oreada. De igual forma se realizó un modelo lineal generalizado para determinar qué factores de la orería son los que más afectan, entre el área, la cantidad de microhábitats y el sitio.

Resultados

En total se colectaron 2510 especímenes provenientes de 24 sitios de muestreo. Los especímenes pertenecían a 53 familias de 10 órdenes y el 36.25% se identificó a nivel de familia, mientras que el 63.75% se llevó a nivel de género. Los taxones más abundantes de ambas quebradas fueron escarabajos de la familia Elmidae, el tricóptero *Protoptila* y el efímero *Thraulodes* respectivamente. Mientras que los más frecuentes de encontrar, es decir, que aparecieron en todos los sitios, fueron *Thraulodes*, Elmidae y el chinche *Rhagovelia* respectivamente (Cuadro 1).

Para la mayoría de los taxones se encontraron pocos individuos, esto no varía entre sitios oreados y no oreados, por lo que la estructura de la comunidad parece ser homogénea y se estructura de forma similar para la mayoría de los sitios, excepto en la zona del afluente, que parece diferir con el resto de las zonas (Fig. 2; Cuadro 2). Asimismo, la composición de especies en el sitio de encuentro de ambas quebradas es más similar a la zona antes del oreado que a la comunidad presente en el afluente. La composición de especies que hay en la zona de oreado es la más distinta al resto de zonas (Fig. 3).

Con respecto al efecto que tiene la extracción de oro artesanal en la comunidad de insectos acuáticos, tanto la riqueza (Cuadro 3; $X^2 = 10.14$, g.l. = 3, $p < 0.05$) como la

abundancia (Cuadro 3; $X^2=315.74$, g.l.= 3, $p<0.001$) de estos sí se ve afectada, con menor cantidad de taxones e individuos en las zonas más afectadas.

El grupo de los filtradores y el de los generalistas varían su abundancia según la zona en la que se encuentren (Fig. 4; $X^2= 111.23$ gl= 9, $p<0.001$). Sin embargo, esta diferencia, se evidencia en aumentos en el número de individuos en la zona de Afluente y Antes respectivamente. Asimismo, el efecto en la riqueza de cada grupo funcional fue similar para todos los grupos funcionales (Fig. 4; $X^2= 2.41$, gl=9, $p>0.500$).

Según los análisis con los modelos lineales, se encontró un efecto positivo del área muestreada en la riqueza de insectos, con más taxa conforme aumenta el área disponible (Fig. 5; Cuadro 4 y 5). Sin embargo, el efecto del sitio es el que tiene mayor efecto en la disminución de la riqueza (Cuadro 4 y 5). Con respecto a la abundancia se encontró un efecto positivo en el área, entre mayor área más individuos (Cuadro 6 y 7), pero el sitio oreado tuvo significativamente menos individuos que los otros sitios, entre los que no hubo diferencia (Fig. 6; Cuadro 6 y 7), por lo que el sitio también explica la mayor parte de la disminución de la abundancia. No se encontró efecto del número de microhábitats en la abundancia, sin embargo, dentro de los sitios oreados si se encontró un efecto del número de microhábitats en la abundancia (Cuadro 6, Cuadro 7). A pesar de que la riqueza y la abundancia se reducen en la zona de oreado, se observa una recuperación progresiva en la zona de encuentro de la quebrada oreada junto con el afluente (Fig. 7). Esta recuperación se evidencia tanto en la abundancia como en la riqueza de la zona (Cuadro 3).

Discusión

Las comunidades se encuentran compuestas en su mayoría por taxones poco frecuentes y de poca abundancia, sin embargo unos cuantos se encuentran distribuidos en muchos sitios de la quebrada y mantienen abundancias altas, por lo que hay una alta dominancia de ciertas especies. La familia Elmidae y los géneros *Protoptila*, *Thraulodes* y *Rhagovelia* figuran siempre entre los grupos más abundantes y los más frecuentes de encontrar en las quebradas analizadas. La dominancia del género *Thraulodes* entre las efímeras de Osa ya había sido encontrada anteriormente (Sweeney *et al.* 2009) y tanto la familia Elmidae como el género *Rhagovelia* son grupos de amplia distribución y abundancia en varias partes del mundo (Polhemus & Polhemus 1988, Elliott 2008).

Los sitios oreados y los no oreados presentan la misma estructura en las comunidades de insectos acuáticos. Estos resultados son similares a los encontrados por Milner & Piorkowski (2004) y por Wagener & LaPierre (1985). Sin embargo, las comunidades de la zona oreada son muy distintas al resto de las zonas, aun cuando su estructura se mantiene similar. Las comunidades en el sitio de encuentro son más similares a las de antes del proceso de oreado que a las del afluente, por lo que es posible que las especies logren atravesar esta zona de alteración para establecerse más abajo en la quebrada, sin importar la gran liberación de sedimentos finos que son liberados producto del oreado. Esto puede ser también porque casi todos los órdenes tienen adultos terrestres y con capacidad de vuelo, por lo que les es fácil colonizar otras partes de la quebrada, a pesar de la perturbación física que afecta al hábitat de los estadios acuáticos (Springer *et al.* 2010). La deriva y el vuelo de los insectos adultos son importantes mecanismos en la recuperación o recolonización de los ecosistemas de ríos luego de disturbios naturales y antropogénicos (Springer *et al.* 2010).

La riqueza de los niveles tróficos no es tan afectada por la orería como lo es la abundancia, por lo que no hay niveles tróficos susceptibles de desaparecer, pero sí

cambian su proporción. Es posible que el nicho del grupo funcional no se vea afectado por la redundancia de grupos que cumplen la misma función ecológica.

El análisis realizado demuestra que la zona de muestreo es el principal factor que afecta la riqueza y la abundancia de las especies, es decir que la actividad de extracción artesanal es la principal causa del decline de estos taxones. Sin embargo, la actividad orera no es por sí sola capaz de alterar estas poblaciones. La reducción del diámetro del cauce o del número de microhábitats explican de forma secundaria esta pérdida de diversidad. Por lo que estos cambios podrían ser el resultado de un efecto en cascada en el que primero el orero remueve a las especies presentes durante la formación del canal y durante el proceso de oreo, ya que para esto deben remover el sustrato de la quebrada. Posterior a este canaleo, otras especies no pueden establecerse, ya que no tienen las condiciones adecuadas para esto, como microhábitats suficientes ni un diámetro adecuado del cauce. Finalmente algunas especies más generalistas logran adaptarse a estas condiciones y se vuelven muy dominantes en estas zonas alteradas.

La perturbación causada por la reducción del ancho de la quebrada es un factor estudiado anteriormente por Sweeney y colaboradores (2009) que hicieron un estudio sobre las efímeras en ríos de Osa y Perú y en el cual determinan que la perturbación física o el tamaño de la quebrada afecta más a los insectos acuáticos que la perturbación humana. Un factor que no fue medido en este estudio pero que tiene mucha influencia en el deterioro y la afectación de las quebradas de forma física, son los sólidos en suspensión, los cuales reducen los espacios en los cuales se podrían instalar los macroinvertebrados acuáticos (Wagener & LaPierre 1985, Davies-Colley 1992, Taras-Wahlberg *et al.* 2001). Sin embargo, según los resultados de este estudio, tanto la diversidad como la composición de las comunidades de insectos acuáticos en la zona posterior al oreo no parecen ser afectadas por esta liberación de sedimento.

El afluente por su parte, juega un rol fundamental en la recuperación de la diversidad de la quebrada. Primero, libera una gran cantidad de agua en la zona de Encuentro y esto, aunque no se evaluó, podría estar ayudando a repartir los sólidos en suspensión y llevarlos más lejos, por lo que se reducen las pilas de sedimentos que de otra forma, eliminarían los microhábitats restantes para las especies. Asimismo, el afluente puede aportar insectos acuáticos por medio de la deriva para que se establezcan posteriormente en la quebrada. Finalmente, el afluente representa una barrera para el orero, quien prefiere tener un canal de agua angosto y de gran presión para extraer de forma más eficiente el material y por lo cual, la entrada adicional de agua por parte del afluente es inconveniente para esta actividad. En la zona en la que se muestreó, lamentablemente no existe una prolongación de la quebrada que no tenga efecto del afluente, por lo que no se pudo observar cómo sería la diversidad si no existiera una llegada de agua externa que aporte taxones a la diversidad de la quebrada oreada. Es posible que la misma resiliencia de la quebrada ayude a recuperar los taxones que desaparecen producto de la extracción de oro artesanal. Sin embargo, en este trabajo sólo se puede evaluar cómo se recupera con la ayuda inmediata de un afluente.

En conclusión, el efecto de la minería artesanal en la riqueza, abundancia y composición de las comunidades de insectos acuáticos está dada por una marcada reducción de los grupos y en cambios en la composición de las comunidades. Esta reducción sin embargo es mitigada a los 35 m después del canaleo y luego de haberse encontrado con un afluente aparentemente no perturbado, por lo que la quebrada estudiada presenta estabilidad por resiliencia. Mantener pocos mineros y una distancia considerable entre sitios de oreo podría ser una opción para un desarrollo sostenible de esta actividad ya que permite a la biodiversidad de restaurarse. Sin embargo, estos

resultados no pueden generalizarse a otros tipos de minería artesanal ya que en la actividad evaluada nunca se comprobó el uso de mercurio, con el cuál los impactos ecológicos serían mucho peores (Naughton, 1993). Es necesario realizar más estudios que analicen el verdadero impacto de estas prácticas y realizar estudios a largo plazo para evaluar si es posible tener planes de manejo que permitan un equilibrio entre la extracción y la conservación de estos ecosistemas. Este es el primer estudio de este tipo que se realiza en la quebrada Aguabuena a pesar de que el problema de la extracción de oro se da desde hace bastantes años.

Agradecimientos

A Geovana Rojas por su ayuda en la identificación de los insectos. A Eduardo Chacón por su ayuda con el análisis estadístico. A Federico Bolaños por su ayuda en la revisión del manuscrito.

Bibliografía

- Arnold C. L. & C. Gibbons. 1996. Impervious surface coverage: The emergence of a key environmental indicator. *Journal of the American Planning Association* 62: 243–258.
- Berrangé, J. P. 1987. Gold in Costa Rica. *Mining Magazine* 156: 402-403.
- Camargo, J. A. 1998. A thermodynamic perspective on natural selection. *Acta Biotheoretica* 46: 65-75.
- Connell, J. H. & W. P. Sousa. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist* 121: 789-824.
- Davies-Colley, R. J., C. W. Hickey, J. M. Quinn & P. A. Ryan. 1992. Effects of clay discharges on streams. *Hydrobiologia*, 248: 215-234.
- Elliott, J. M. 2008. The ecology of riffle beetles (Coleoptera: Elmidae). *Freshwater Reviews* 1: 189-203.
- Espinoza, M. 2008. Sondeo ecológico rápido de las comunidades de peces tropicales en un área de explotación minera en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56: 1971-1990.
- Folke, C., S. Carpenter, B. Walker, M. Scheffer, T. Elmqvist, L. Gunderson & C. S. Holling. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 557-581.
- Glasby, T. M. & A. J. Underwood. 1996. Sampling to differentiate between pulse and press perturbations. *Environmental Monitoring and Assessment* 42:241–252.
- Grimm N. B., J. M. Grove, S. T. A. Pickett & C. L. Redman. 2000. Integrated approaches to long-term studies of urban ecological systems. *BioScience* 50: 571–584.
- Gunderson, L. H., L. Pritchard, C. S. Holling, C. Folke & G. D. Peterson. 2002. A summary and synthesis of resilience in large-scale systems, pp. 249-266 *In* LH. Gunderson & L. Pritchard Jr., (ed) *Resilience of Large Scale Resource Systems*. Island Press, Washington, DC. Estados Unidos.
- Hawkes, H. A. (1979). Invertebrates as indicators of river water quality. *Biological indicators of Water Quality* 2: 1-45.

- Holdridge, L. R. (rev. ed.). 1967. Life zone ecology, pp. 206. Tropical Science Center. Costa Rica.
- Holdridge, L. R. & W. C. Grenke. 1971. Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Pergamon Press, Reino Unido.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1-23.
- Malm, O. 1998. Gold mining as a source of mercury exposure in the Brazilian Amazon. *Environmental Research* 77: 73-78.
- McDiarmid, R.W. & J. M. Savage. 2005. The herpetofauna of the Rincón area, Península de Osa, Costa Rica, a Central American lowland evergreen forest site, pp.366-427. *In*: Donnelly M. A., Crother B. I., Guyer C., Wake M. H. & White M. E (eds). *Ecology and evolution in the tropics: a herpetological perspective*. University of Chicago Press, Estados Unidos.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience* 52: 883–890.
- Milner, A. M. & R. J. Piorkowski. 2004. Macroinvertebrate assemblages in streams of interior Alaska following alluvial gold mining. *River Research and Applications* 20: 719-731.
- Naughton, L. 1993. Conservation versus artisanal gold mining in Corcovado National Park, Costa Rica: Land Use Conflicts at Neotropical Wilderness Frontiers 47-55. Yearbook Conference of Latin Americanist Geographers. Republica Dominicana.
- Paine, R.T., M. J. Tegner & E. A. Johnson. 1998. Compounded perturbations yield ecological surprises. *Ecosystems* 1: 535-545.
- Poff, N.L. & J. V. Ward. 1990. Physical habitat template of lotic systems: recovery in the context of historical pattern of spatiotemporal heterogeneity. *Environmental Management* 14: 629-645.
- Polhemus, J. T., & D. A. Polhemus. (1988). Zoogeography, ecology, and systematics of the genus *Rhagovelia* Mayr (Heteroptera: Veliidae) in Borneo, Celebes, and the Moluccas. *Insecta Mundi* 492: 161-230.
- Postel S.L., G. C. Daily, P. R. Ehrlich. 1996. Human appropriation of renewable fresh water. *Science* 271: 785–788.
- Rader, R.B., N. J. Voelz & J. V. Ward. 2008. Post-flood recovery of a macroinvertebrate community in a regulated river: resilience of an anthropogenically altered ecosystem. *Restoration Ecology* 16: 24-33.
- Roldán-Pérez, G., 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Universidad de Antioquia, Colombia.
- Springer, M., A. Ramirez & P. Hanson. 2010. Freshwater macroinvertebrates of Costa Rica I. *Revista de Biología Tropical* 58:3-36.
- Sweeney, B. W., R. W. Flowers, D. H. Funk, S. A. Ávila & J. K. Jackson. 2009. Mayfly communities in two Neotropical lowland forests. *Aquatic Insects* 31: 311-318.
- Tarras-Wahlberg, N. H., Flachier, A., Lane, S. N., & Sangfors, O. 2001. Environmental impacts and metal exposure of aquatic ecosystems in rivers contaminated by small

- scale gold mining: the Puyango River basin, southern Ecuador. *Science of the Total Environment* 278: 239-261.
- Turner B. L., W. C. Clark, R. W. Kates, J. F. Richards, J. T. Mathews, W. B. Meyer (eds). 1991. *The earth as transformed by human action: Global and regional changes in the biosphere over the past 300 years*. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Umaña-Villalobos, G. (1998). Characterization of some Golfo Dulce drainage basin rivers (Costa Rica). *Revista de Biología Tropical* 46: 125-136.
- Vaughan, C. 2012. Creating wildlands in Costa Rica: Historical ecology of the creation of Corcovado National Park. *Research Journal of the Costa Rican Distance Education University* 4: 55-70.
- Vitousek P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenko, J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494–499.
- Wagner, S. M. & J. D. LaPerriere. 1985. Effects of placer mining on the invertebrate communities of interior Alaska streams. *Freshwater Invertebrate Biology* 4: 208-214.
- White, P. S. & S. T. Pickett. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Primera edición. Academic Press. Estados Unidos.

Cuadros y Figuras



Figura 1. Zonas de muestreo en la quebrada y su afluente. Puntos de muestreo representados por coladores.

Cuadro 1. Lista de géneros y familias encontradas durante la investigación con su respectivo nivel trófico. F: filtrador, H: herbívoro, G: generalista, C: carnívoro.

| Taxa | Antes | Afluente | Oreado | Encuentro | No. Individuos |
|--------------------------|-------|----------|--------|-----------|----------------|
| Blattodea | | | | | |
| Blaberidae | | | | | |
| <i>Epilampra</i> (H) | | | | 2 | 2 |
| Coleoptera | | | | | |
| Dryopidae (C) | | | 1 | | 1 |
| Elmidae (H) | 157 | 93 | 34 | 177 | 461 |
| Gyrinidae (C) | | 16 | | | 16 |
| Hydraenidae (C) | 1 | | | | 1 |
| Hydrophilidae (H) | 2 | 3 | | 6 | 11 |
| Lutrochidae (H) | 1 | | | 1 | 2 |
| Psephenidae | | | | | |
| <i>Psephenus</i> (H) | 11 | 20 | 3 | 24 | 58 |
| Ptilodactylidae (H) | 15 | 29 | 4 | 8 | 56 |
| Scirtidae (F) | | 1 | 3 | 3 | 7 |
| Staphylinidae (C) | 16 | 19 | | 2 | 37 |
| Diptera | | | | | |
| Chironomidae (F) | 12 | 15 | 3 | 8 | 38 |
| Culicidae (G) | | | | 2 | 2 |
| Dixidae (F) | | | | 1 | 1 |
| Dolichopodidae (C) | | | 1 | | 1 |
| Empididae (C) | 2 | | | 1 | 3 |
| Muscidae (C) | 1 | 1 | | | 2 |
| Psychodidae (C) | 11 | | 1 | 1 | 13 |
| Simuliidae (F) | 1 | 1 | 6 | 1 | 9 |
| Stratiomyiidae (C) | 1 | 3 | | | 4 |
| Tabanidae (C) | | | 1 | | 1 |
| Tipulidae (G) | 14 | 5 | 4 | 11 | 34 |
| Ephemeroptera | | | | | |
| Baetidae | | | | | |
| <i>Americabaetis</i> (G) | 4 | 1 | 2 | | 7 |
| <i>Baetodes</i> (G) | 14 | 26 | 8 | 3 | 51 |
| No Identificado (G) | 8 | 6 | | 5 | 19 |
| Heptageniidae | | | | | |
| <i>Maccaffertium</i> (C) | | | 65 | | 65 |
| Leptohyphidae | | | | | |
| <i>Haplohyphes</i> (G) | 3 | 1 | 1 | | 5 |
| <i>Leptohyphes</i> (H) | 17 | 12 | 2 | 10 | 41 |
| <i>Tricorytodes</i> (C) | 16 | 8 | | 2 | 26 |
| <i>Vacupernius</i> (H) | | | | 2 | 2 |
| No identificado | | | | 5 | 5 |
| Leptophlebiidae | | | | | |
| <i>Farrodes</i> (G) | 1 | 29 | 9 | 19 | 58 |
| <i>Hagenulopsis</i> (G) | 2 | | | | 2 |

| Taxa | Antes | Afluente | Oreado | Encuentro | No. Individuos |
|--------------------------|--------------|-----------------|---------------|------------------|-----------------------|
| <i>Hydrosmilodon</i> (G) | 2 | | | | 2 |
| <i>Terpides</i> (G) | | 1 | 1 | 1 | 3 |
| <i>Thraulodes</i> (G) | 102 | 51 | 26 | 59 | 238 |
| Hemiptera | | | | | |
| Belostomatidae (C) | | | | 2 | 2 |
| Gelastocoridae (C) | | | 2 | | 2 |
| Gerridae | | | | | |
| <i>Brachymetra</i> (C) | | 2 | | | 2 |
| Hebridae | | | | | |
| <i>Hebrus</i> (C) | 1 | | | | 1 |
| Mesoveliidae | | | | | |
| <i>Mesoveloidea</i> (C) | | 1 | 1 | | 2 |
| Naucoridae | | | | | |
| <i>Limnocoris</i> (C) | 3 | 3 | 3 | 20 | 29 |
| <i>Pelocoris</i> (C) | | 1 | | | 1 |
| No Identificado | 1 | 1 | | 1 | 3 |
| Veliidae | | | | | |
| <i>Microvelia</i> (C) | 1 | 3 | | | 4 |
| <i>Rhagovelia</i> (C) | 58 | 47 | 15 | 43 | 163 |
| Lepidoptera | | | | | |
| Crambidae | | | | | |
| <i>Petrophila</i> (H) | 5 | 2 | | 3 | 10 |
| Megaloptera | | | | | |
| Corydalidae | | | | | |
| <i>Chloronia</i> (C) | 4 | 1 | | 5 | 10 |
| <i>Corydalus</i> (C) | 3 | 1 | 2 | 4 | 10 |
| Odonata | | | | | |
| Calopterygidae | | | | | |
| <i>Hetaerina</i> (C) | 2 | | | 2 | 4 |
| Coenagrionidae | | | | | |
| <i>Argia</i> (C) | 3 | 4 | | 4 | 11 |
| Gomphidae | | | | | |
| <i>Desmogomphus</i> (C) | 1 | 2 | | 3 | 6 |
| <i>Epigomphus</i> (C) | 2 | | | 1 | 3 |
| <i>Perigomphus</i> (C) | 2 | 2 | | 4 | 8 |
| <i>Progomphus</i> (C) | | | | 3 | 3 |
| No identificado | 2 | | | | 2 |
| Libellulidae | | | | | |
| <i>Brechmorhoga</i> (C) | 6 | 2 | | 4 | 12 |
| <i>Perithemis</i> (C) | | | | 2 | 2 |
| No Identificado | | | | 5 | 5 |
| Medapodagrionidae | | | | | |
| <i>Heteragrion</i> (C) | 9 | 8 | | 6 | 23 |
| Platystictidae | | | | | |
| <i>Palaemnema</i> (C) | 5 | | 1 | 13 | 19 |

| Taxa | Antes | Afluente | Oreado | Encuentro | No. Individuos |
|-----------------------------|--------------|-----------------|---------------|------------------|-----------------------|
| Polythoridae | | | | | |
| <i>Cora</i> (C) | 1 | 7 | 2 | | 10 |
| Thaumatoneuridae | | | | | |
| <i>Thaumatoneura</i> (C) | | | | 1 | 1 |
| Zygoptera (C) | 2 | | | | 2 |
| Plecoptera | | | | | |
| Perlidae | | | | | |
| <i>Anacroneuria</i> (C) | 36 | 42 | 9 | 36 | 123 |
| Trichoptera | | | | | |
| Calamoceratidae | | | | | |
| <i>Phylloicus</i> (H) | | 5 | | 1 | 6 |
| Glossosomatidae | | | | | |
| <i>Protoptila</i> (H) | 188 | 110 | | 87 | 385 |
| No Identificado (H) | 1 | | | 2 | 3 |
| Helicopsychidae | | | | | |
| <i>Helicopsyche</i> (H) | | | | 1 | 1 |
| Hydropsychidae | | | | | |
| <i>Leptonema</i> (F) | 46 | 70 | 44 | 26 | 186 |
| <i>Macronema</i> (F) | 11 | 11 | | 4 | 26 |
| <i>Plectromacronema</i> (F) | 1 | 1 | | | 2 |
| <i>Smicridea</i> (F) | 3 | 10 | 1 | 26 | 40 |
| Hydroptilidae | | | | | |
| <i>Hydroptila</i> (C) | | 1 | | 1 | 2 |
| Leptoceridae | | | | | |
| <i>Nectopsyche</i> (G) | 2 | 4 | | 4 | 10 |
| <i>Tripectides</i> (H) | | 2 | | | 2 |
| Philopotamidae | | | | | |
| <i>Chimarra</i> (F) | 7 | 17 | | 3 | 27 |
| <i>Wormaldia</i> (F) | 1 | 2 | | 1 | 4 |
| Polycentropodidae | | | | | |
| <i>Polycentropus</i> (C) | 9 | 3 | 1 | 12 | 25 |
| <i>Polyplectropus</i> (G) | 17 | 4 | | 11 | 32 |
| Xiphocentronidae (H) | 1 | | | 1 | 2 |
| Total | | | | | 2510 |

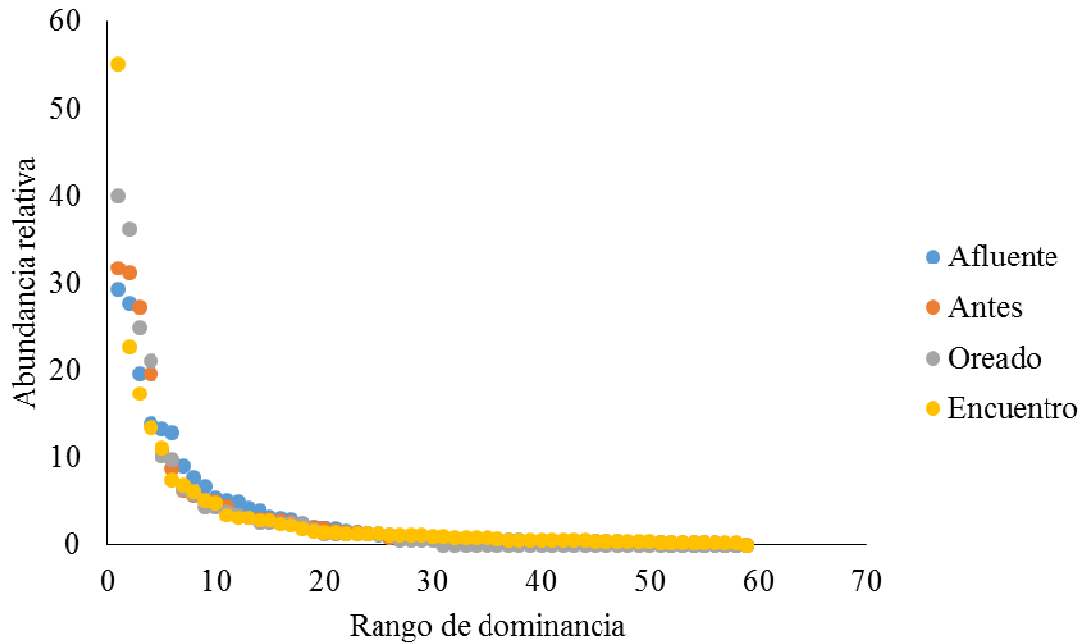


Figura 2. Abundancia relativa de las especies según su rango de dominancia de mayor a menor.

Cuadro 2. Resultados de Kolmogorov-Smirnov para las curvas acumulativas de abundancia de especies.

| Sitio 1 | Sitio 2 | D | n1 | n2 | p |
|----------|-----------|-----------|----|----|---------|
| Oreado | Encuentro | 0.0925708 | 30 | 58 | p>0.05 |
| Oreado | Antes | 0.0925708 | 30 | 56 | p>0.05 |
| Afluente | Antes | 0.1426156 | 51 | 56 | p<0.05* |
| Afluente | Encuentro | 0.0993808 | 51 | 58 | p<0.05* |
| Antes | Encuentro | 0.0772745 | 56 | 58 | p>0.05 |
| Oreado | Afluente | 0.2038182 | 30 | 51 | p<0.05* |

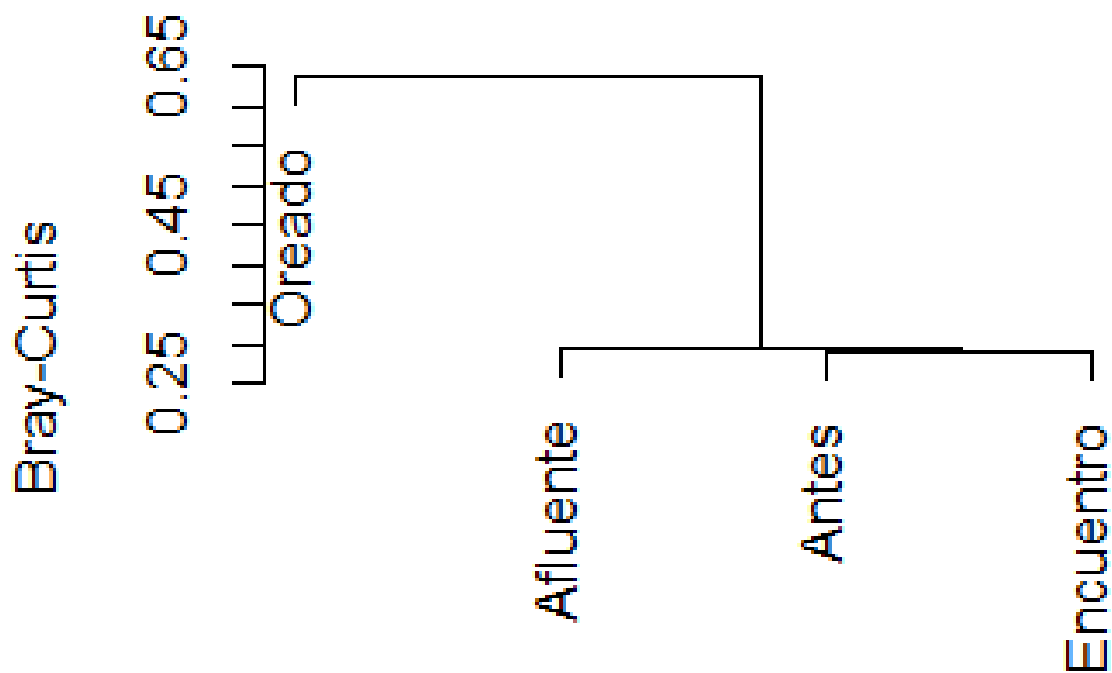


Figura 3. Análisis de cluster para las distintas zonas de muestreo con el índice de Bray-Curtis utilizando el método de unión simple.

Cuadro 3. Riqueza, abundancia y área muestreada de insectos acuáticos .

| Zona | Riqueza total | Abundancia total | Área muestreada (m ²) |
|-----------|---------------|------------------|-----------------------------------|
| Antes | 56 | 848 | 16.15 |
| Oreado | 30 | 256 | 6.7 |
| Encuentro | 58 | 696 | 15.83 |
| Afluente | 51 | 710 | 14.55 |

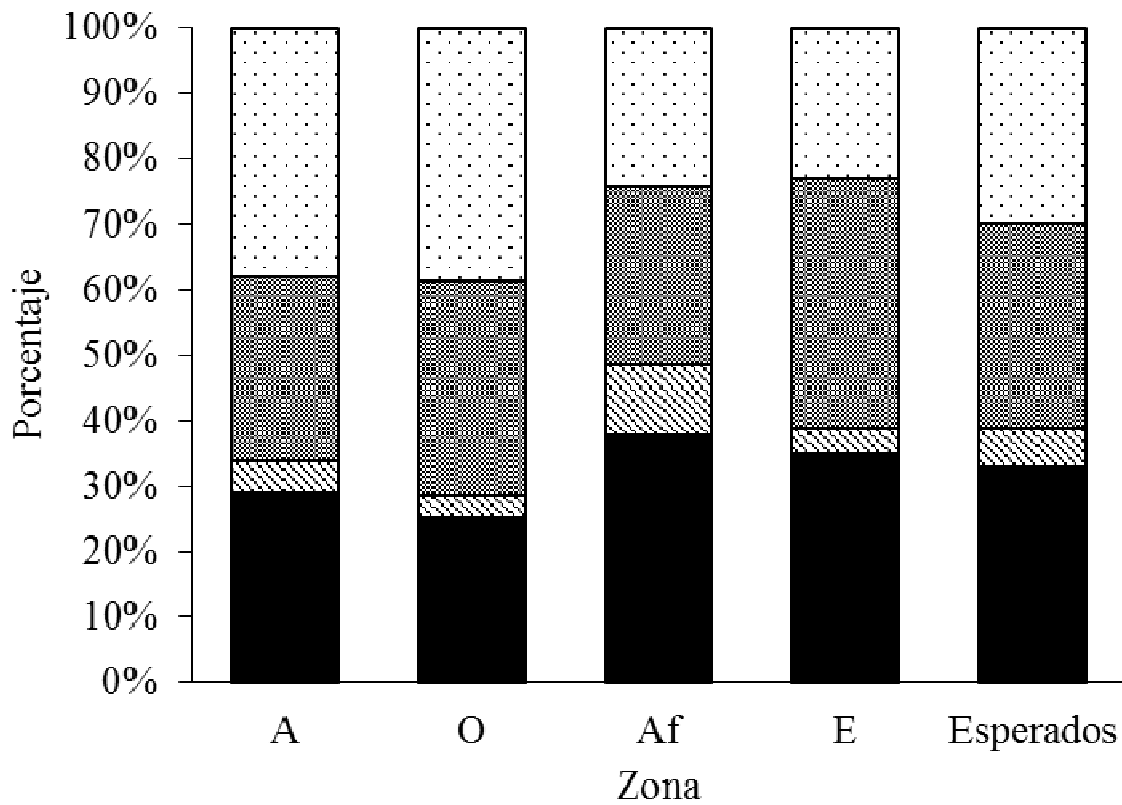
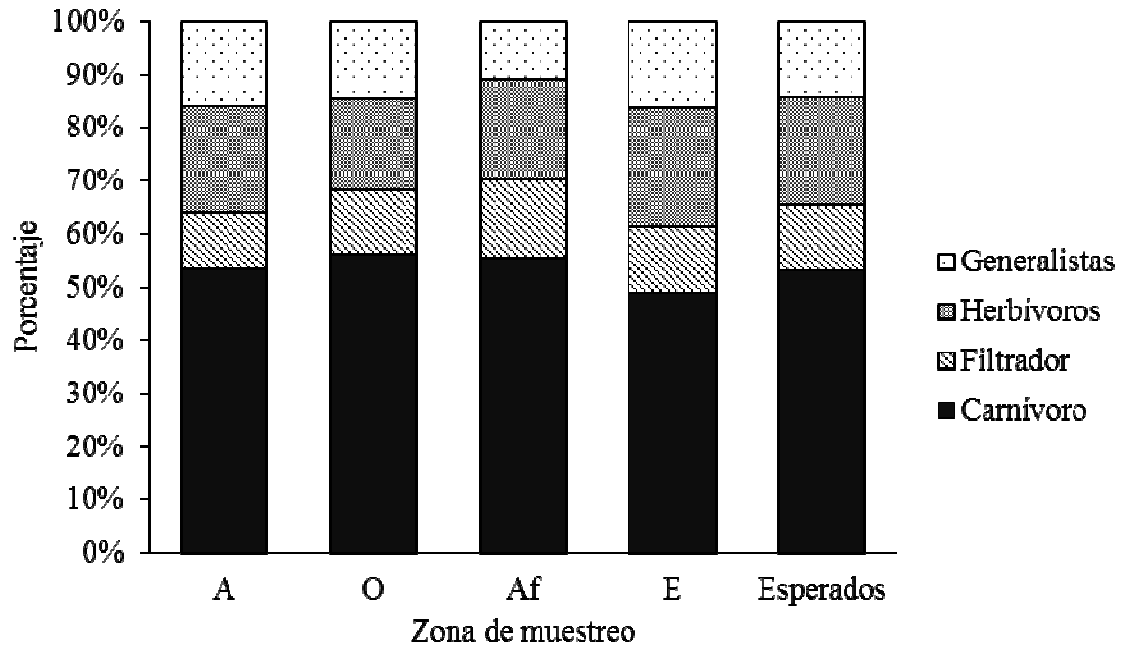


Figura 4. Proporción de la riqueza (A) y abundancia (B) de los grupos funcionales según la perturbación de la zona.

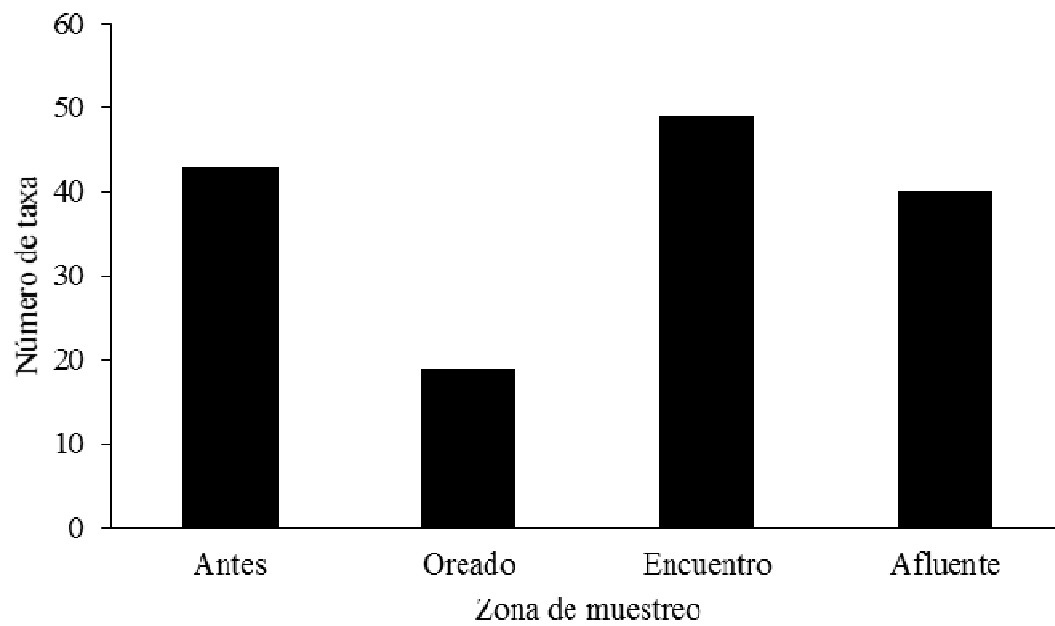
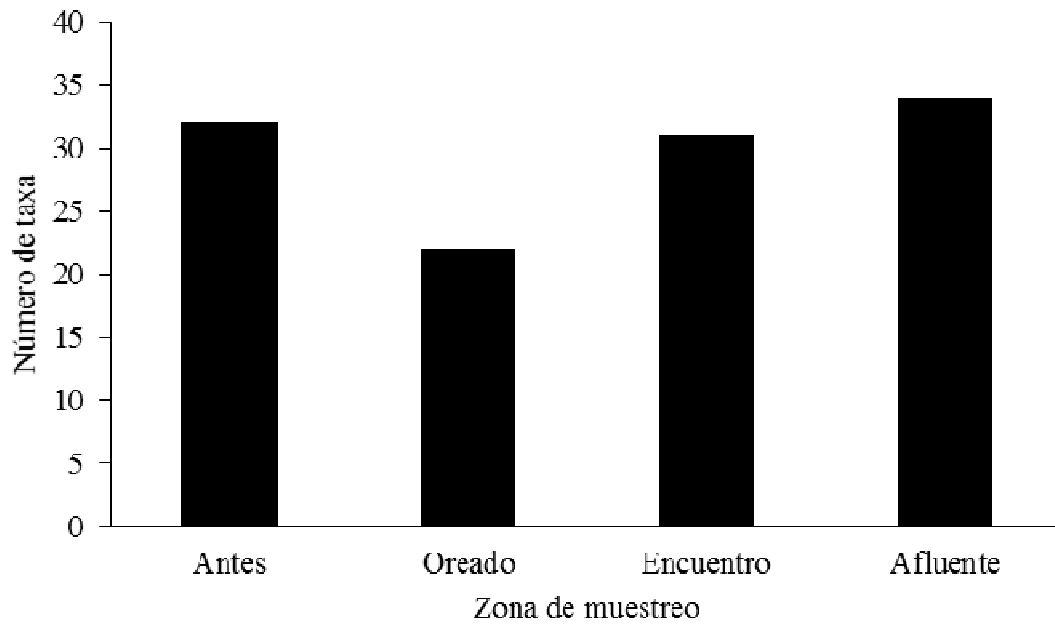


Figura 5. Número de taxa en A) Quebrada 1 y B) Quebrada 2.

Cuadro 4. Efectos Modelo linear generalizado para la riqueza de insectos acuáticos en los sitios de muestreo.

| | Estimado | Error estándar | Valor z | Pr(> z) |
|-------------------------------|----------|----------------|---------|----------|
| (Intercept) | 2.77 | 0.569 | 4.874 | <0.001 |
| Sitio Antes | -0.08 | 0.678 | -0.118 | 0.906 |
| Sitio Encuentro | -1.12 | 0.733 | -1.529 | 0.126 |
| Sitio Oreado | -1.74 | 0.764 | -2.282 | 0.023 |
| Microhabitats | -0.027 | 0.133 | -0.203 | 0.839 |
| Area | 0.15 | 0.043 | 3.383 | <0.001 |
| SitioAntes: Microhabitats | 0.02 | 0.149 | 0.164 | 0.870 |
| SitioEncuentro: Microhabitats | 0.24 | 0.161 | 1.504 | 0.132 |
| SitioOreado: Microhabitats | 0.25 | 0.170 | 1.502 | 0.133 |

Cuadro 5. Prueba X^2 del glm para la riqueza de insectos acuáticos en las zonas de muestreo.

| | gl | Desviación | gl residuales | Desviación residuales | Pr(>Chi) |
|----------------------|----|------------|---------------|-----------------------|----------|
| NULL | | | 23 | 78.11 | |
| Sitio | 3 | 43.60 | 20 | 34.52 | <0.001 |
| Microhábitats | 1 | 4.99 | 19 | 29.52 | 0.025 |
| Area | 1 | 9.01 | 18 | 20.52 | 0.003 |
| Sitio: Microhábitats | 3 | 6.40 | 15 | 14.12 | 0.094 |

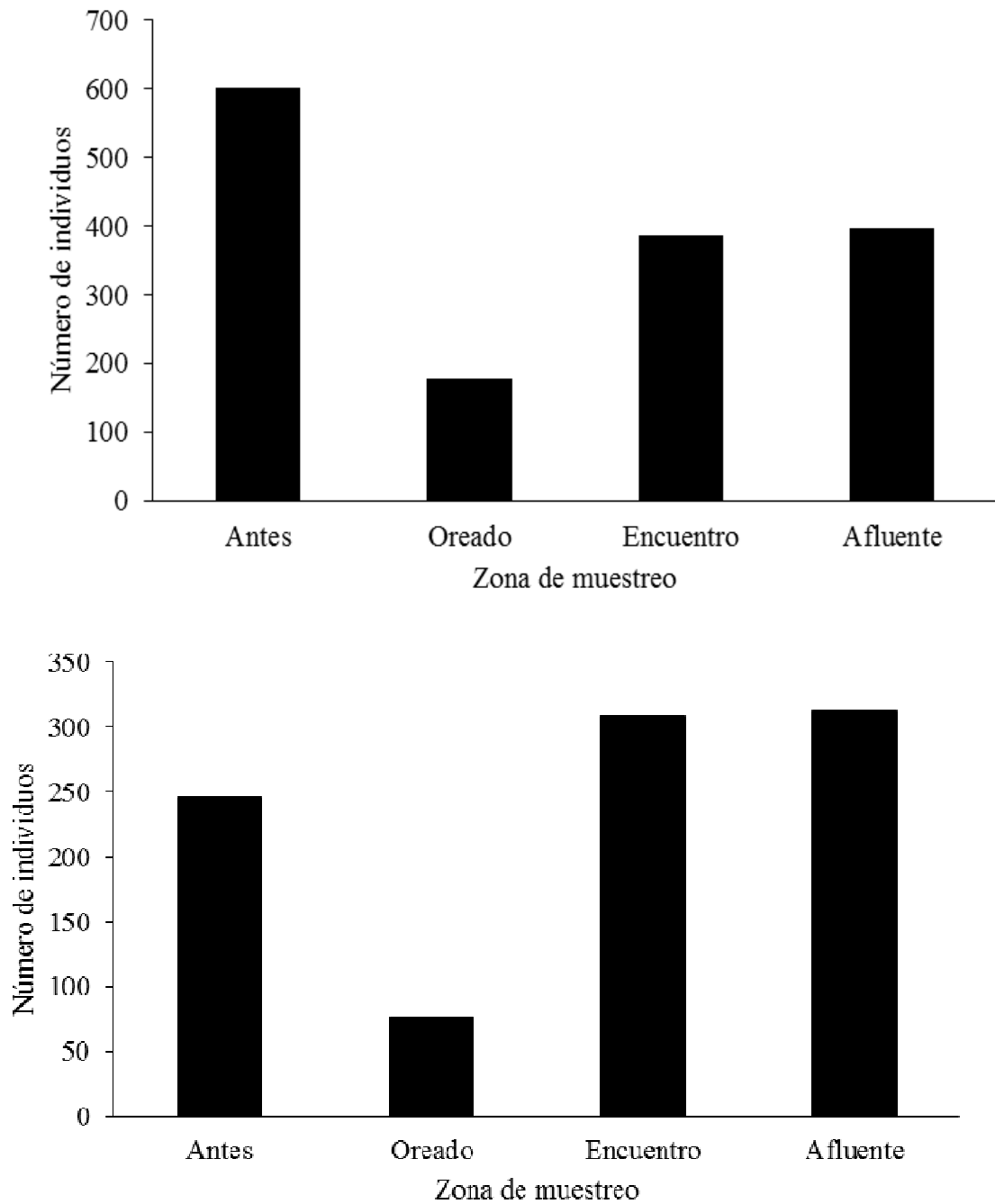


Figura 6. Número de individuos por zona de muestreo en A) Quebrada 1 y B) Quebrada 2.

Cuadro 6. Efectos Modelo linear generalizado para la abundancia de insectos acuáticos en los sitios de muestreo.

| | Estimado | Error estándar | Valor z | Pr(> z) |
|--------------------------------|-----------------|-----------------------|----------------|--------------------|
| (Intercept) | 4.13 | 0.241 | 17.171 | <0.001 |
| Sitio Antes | 0.52 | 0.281 | 1.858 | 0.063 |
| Sitio Encuentro | -0.01 | 0.305 | -0.032 | 0.974 |
| Sitio Oreado | -3.71 | 0.403 | -9.201 | < 0.001 |
| Microhabitats | 0.06 | 0.056 | 1.148 | 0.251 |
| Area | 0.15 | 0.018 | 8.536 | < 0.001 |
| Sitio Antes: Microhabitats | -0.09 | 0.062 | -1.417 | 0.156 |
| Sitio Encuentro: Microhabitats | -0.02 | 0.068 | -0.307 | 0.759 |
| Sitio Oreado: Microhabitats | 0.58 | 0.082 | 7.100 | <0.001 |

Cuadro 7. Prueba X^2 del glm para la abundancia de insectos acuáticos en las zonas de muestreo.

| | gl | Desviación | gl residuales | Desviación residuales | Pr(>Chi) |
|----------------------|----|------------|---------------|-----------------------|----------|
| NULL | | | 23 | 1178.22 | |
| Sitio | 3 | 371.31 | 20 | 806.92 | <0.001 |
| Microhabitats | 1 | 26.63 | 19 | 780.29 | <0.001 |
| Area | 1 | 67.98 | 18 | 712.31 | <0.001 |
| Sitio: Microhabitats | 3 | 125.98 | 15 | 586.33 | <0.001 |

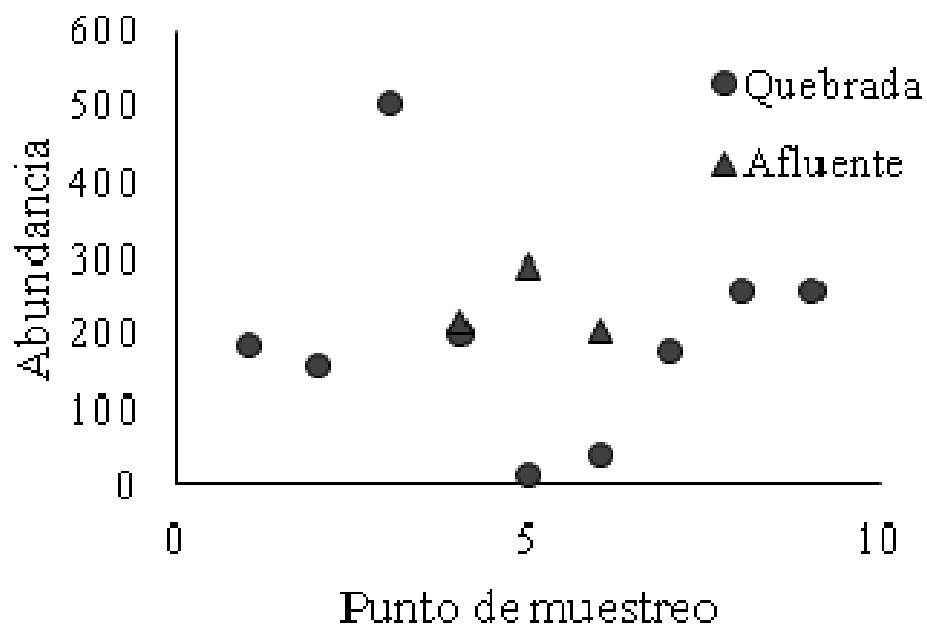
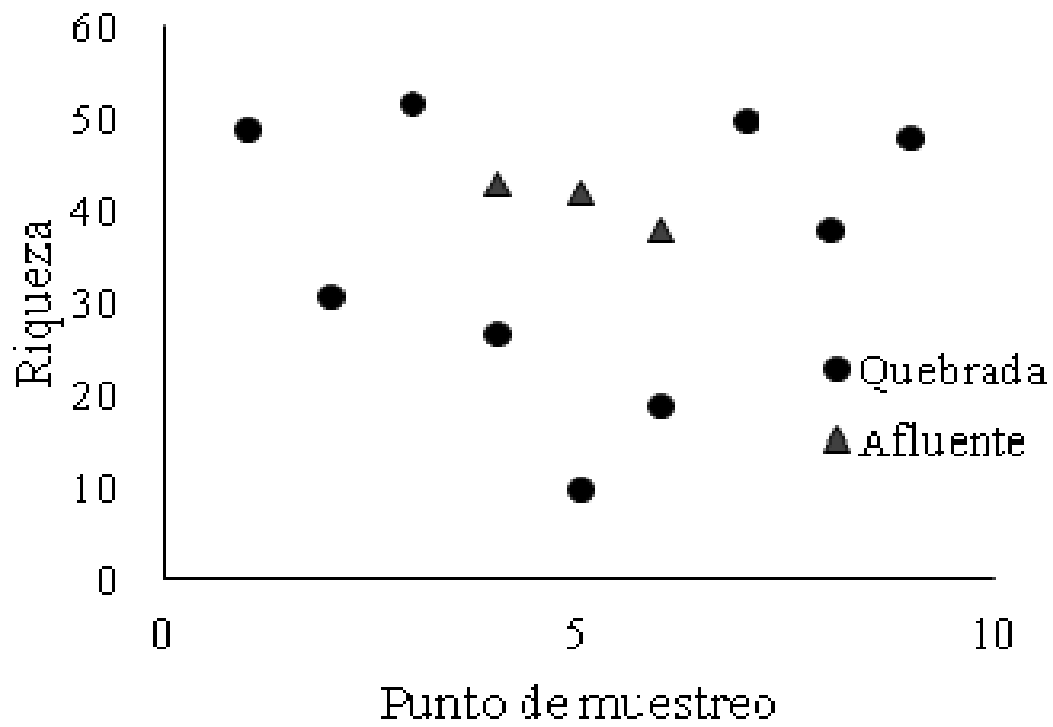


Figura 7. Abundancia y riqueza total de insectos acuáticos según el gradiente en las quebradas.

Efecto del ruido en la riqueza y actividad acústica de una comunidad de aves ribereñas en Rincón de Osa, Puntarenas.

Ximena Obregón-Apéstegui

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; marie271992@gmail.com

El ruido antropogénico produce enmascaramiento de señales acústicas, desplazando especies que no logren comunicarse, o produciendo modificaciones en las características vocales de aquellas especies que logren adaptarse. El objetivo de esta investigación es aportar información a la hipótesis de que el ruido sí afecta negativamente a la comunidad de aves que se comunica vocalmente, específicamente en una comunidad en la desembocadura del río Rincón, Rincón de Osa, Puntarenas, Costa Rica. Se predice que en un sitio “ruidoso” tanto la actividad vocal como la riqueza de especies será menor que un sitio “silencioso”. Los resultados demuestran que la actividad acústica, medida a través de la duración de las vocalizaciones, sí se ve afectada negativamente por el ruido ($F= 10.26$; g.l.= 2.3 / 772; $p < 0.001$); registrando una duración total de 2,73 horas en el sitio “silencioso” contra 1,43 horas en el sitio “ruidoso”. La riqueza de especies no se encontró estadísticamente afectada por el ruido ($X^2 = 0,77$; g.l.=2; $p > 0.05$); sin embargo, este factor sí influencia la presencia de ciertos grupos de aves, evitando la comunicación acústica entre individuos de especies que utilizan un rango de baja frecuencia.

Palabras clave: comunicación, bioacústica, disturbio, duración, vocalización.

A través de la historia, ciertas actividades humanas como la expansión urbana y el transporte han modificado las características ambientales, influyendo en la presencia y actividad de los organismos. Estas modificaciones pueden afectar características químicas, como la calidad del agua, del aire o del suelo, así como aspectos físicos, como la transmisión del sonido y mensajes acústicos (Bayne *et al.* 2008).

La alteración acústica de un hábitat, como consecuencia de las acciones del hombre se conoce como ruido antropogénico (Krause, 2008). Este puede producir enmascaramiento de sonidos, afectando la comunicación entre animales (Krause, 2008). Se ha demostrado que esta incomunicación disminuye tanto la abundancia de individuos como la riqueza de especies en sitios ruidosos (Krause, 2008).

El paso frecuente de automóviles a través de un área genera disturbios sónicos que podrían parecer periódicos, pero a largo plazo se interpretan como contaminación acústica crónica (Bayne *et al.* 2008). Investigadores en el tema proponen que ante un ambiente en donde los niveles de ruido son constantes, los animales responderán de dos posibles maneras: evitarán el disturbio, alejándose del área ruidosa, o se habitúan a éste, independientemente de las consecuencias biológicas (Habib *et al.* 2007; Bayne *et al.* 2008). El uso de señales acústicas y la plasticidad en el canto (Slabbekoorn & Peet 2003) son características que hacen de las aves un grupo ideal para estudiar esta problemática. Los pájaros se comunican principalmente a través del sonido, utilizando repertorios vocales compuestos por todos los tipos de vocalizaciones que los individuos pueda realizar (Gordillo *et al.* 2013). Por otra parte, las aves también cuentan con la capacidad de modificar algunas características de su repertorio para adaptarse al ambiente, tales como amplitud y duración del canto (Slabbekoorn & Peet 2003; Bayne *et al.* 2008).

Sin embargo, asumir que todas las aves pueden adaptarse exitosamente ante el ruido, podría sugerir que este factor no perjudica su comunicación ni preferencia de hábitat, lo cual es cuestionable (Bayne *et al.* 2008). De hecho, la mayoría de las especies animales no cuentan con la capacidad de sobrevivir en ambientes urbanos (Hu & Cardoso 2009). Por lo tanto, esta investigación tiene como objetivo determinar si el ruido afecta la actividad y riqueza de especies que se comunican vocalmente a lo largo de un gradiente de ruido.

Entre los efectos negativos del ruido sobre la comunicación acústica destaca la alta demanda energética que implica adaptarse al disturbio, reduciendo la supervivencia y el éxito reproductivo en comunidades animales (Myrberg 1990, Bradshaw *et al.* 1997, Delaney *et al.* 1999, Habib *et al.* 2007; Bayne *et al.* 2008). Por lo tanto, establezco que, en un lugar más ruidoso, tanto el número de especies como la actividad acústica será menor que en un sitio más silencioso. Para ello defino el factor “ruido” como la presencia de viento y ruido antropogénico, y determino el nivel de actividad, según la duración de las vocalizaciones emitidas durante las primeras horas de la mañana.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio.- Realicé el muestreo en la desembocadura del río Rincón, reserva Forestal Golfo Dulce, cantón de Osa, Puntarenas, Costa Rica (8°68'89.94" N 83°47'59.92"O; 21 m.s.n.m). Las grabaciones las realicé de 06:00 a 09:00 h, y del 30 de enero al 6 de febrero de 2017.

Establecí dos sitios según su nivel de ruido, el cual determiné utilizando un sonómetro (Sound Level Meter, DT8851), con el cual medía los niveles mínimos y máximos en dB(A) en respuesta rápida, cada 10 min durante las tres horas de grabación diarias. Comparé los valores de ruido utilizando una prueba de Kruskal-Wallis para determinar si estos eran estadísticamente distintos entre los dos sitios. Los dos sitios presentaron diferentes niveles de ruido ($KS = 79.305$, g.l. = 1, $p < 0.001$) durante los ocho días de muestreo, uno de los sitios presentó en promedio $52.24 (\pm 9.31)$ dB, mientras que el otro sitio presentó tan solo $38.14 (\pm 9.31)$ dB. A partir de esto, comprobé que ambos sitios difieren en los niveles de ruido y al sitio con niveles mayores lo llamé “ruidoso” y al otro “silencioso”. Cada sitio poseía una extensión aproximada de 200 x 50 m y contaba con diferentes características ambientales (Fig. 1).

El sitio “ruidoso” era un área abierta, intervenida por el ser humano, extendiéndose 200 m río abajo a partir del puente del río Rincón que se encuentra sobre la carretera 245, hasta limitar con el bosque y el manglar (Fig. 1). Se percibía mucho ruido a lo largo del día, debido al alto tránsito de automóviles, furgones, camiones y motocicletas que pasan a toda velocidad sobre el puente. Además, la actividad del bar del pueblo también genera altos niveles de disturbio, debido a la reproducción de música y programas televisivos. En este sitio, una de las orillas del río es un potrero de aproximadamente 200 x 200 m, en el que quedan tan solo diez árboles de géneros como *Ficus*, *Handroanthus* y *Erythrina*; y un árbol de Cedro (*Cedrela odorata*); este último había caído justo a la orilla, y por lo menos ocho especies de aves diferentes lo aprovechaban para anidar y forrajear durante la mañana. La otra orilla era un charral, compuesto básicamente por plantas gramíneas, caña, arbustos, palmeras y algunos árboles distanciados de la línea de agua.

El sitio “silencioso” se trata de un ambiente más heterogéneo, en donde el bosque de manglar predomina (*Rizophora mangle*), pero también es evidente la diversidad de otras especies vegetales que cubren las orillas del río como palmeras, parches de arbustos, caña de azúcar, árboles de *Conocarpus sp.*, *Ficus sp.*, y varias especies dentro de

familias como Myrtaceae, Lytraceae, Anacardiaceae, Malvaceae y Bignoniaceae. La intervención antropogénica que se percibe en este sitio es mínima, básicamente pequeños parches de cultivo de caña de azúcar y el ingreso esporádico de pescadores de la zona para extraer fauna. Este sitio se extiende a partir de una curva que toma el curso del río, la cual, junto con la vegetación, aísla aparentemente el ruido de la carretera (Fig. 1).

Diseño Experimental: Debido a inconvenientes logísticos durante el muestreo, realicé grabaciones simultáneas en ambos sitios, únicamente para cuatro de los ocho días de muestreo. Para realizar las grabaciones utilicé dos tipos de grabadores, uno estacionario (SoundMeter, SM2+), y uno móvil (Maratz Professional, PMD661), alternando dos días en cada sitio.

El grabador estacionario lo amarré sobre árboles a la orilla del río, a 2m de altura. El grabador estaba previamente programado para grabar durante períodos de 20 min, separados por períodos de 20 min de no grabación, obteniendo cinco grabaciones de 20 min, por sitio, por día. Utilicé la grabadora móvil para obtener datos simultáneamente en el otro sitio; escogí árboles a no más de 4 m de la orilla del río, colocaba la grabadora sobre una rama a 2m de altura, direccionando el micrófono hacia la otra orilla e iniciaba la primera grabación exactamente a la misma hora a la que se encendía la grabadora fija (6:00 am). Una vez finalizados los primeros 20 min, detenía la grabación y caminaba algunos metros para realizar la siguiente en otro punto dentro del mismo sitio; esto con la intención de aumentar el área de muestreo, manteniendo el mismo tiempo de grabación por día.

Análisis de los datos: Las grabaciones fueron analizadas utilizando el programa Raven Pro 1.5 con resolución 512 Hz y pantalla aumentada a 0.1 s. Por cuestiones de tiempo, para esta publicación analicé únicamente las grabaciones de 6 a 6:20 am en tres de los cuatro días mencionados; en estas identifiqué a nivel de especie cada una de las vocalizaciones observables bajo un contraste y brillo de 60%, es decir, aquellas que contaban con mayor amplitud y permitían su correcta identificación.

Con respecto al análisis estadístico, para comparar la presencia de especies entre sitios realicé un ANOSIM con índice de Jaccard, utilizando el número de vocalizaciones por especie en cada sitio como el valor de abundancia. Para visualizar cómo se agrupan las especies de cada sitio según la actividad de canto utilicé un Análisis de Conglomerados. Además, realicé una prueba de *chi-cuadrado* para determinar diferencias entre sitios en el número de especies vocalizando durante cada día de muestreo.

Para evaluar la duración de los cantos entre sitios realicé un modelo lineal mixto utilizando el factor duración como variable de respuesta, el sitio como predictor y la especie anidada en el factor día como factor aleatorio. La variable duración de canto fue transformada logarítmicamente para un mejor ajuste a la normalidad y dispersión de los datos.

Resultados

En total identifiqué 20 familias y 37 especies de aves, encontrando un número muy similar entre sitios durante los tres días de muestreo (Cuadro 1; Fig. 2; $X^2 = 0,77$; g.l. = 2; $p > 0,05$). En el lugar “silencioso” identifiqué 25 especies y en el sitio “ruidoso” 27 especies (Cuadro 1). Con respecto a la composición de estas especies entre sitios no hubo diferencias ($R = 0,25$, $p = 0,206$), es decir muchas de las especies que vocalizaban en un sitio también lo hacían en el otro. El análisis de conglomerados no muestra

diferencias entre sitios con respecto al número de vocalizaciones emitidas por las aves (Fig. 3).

En cuanto a la duración de estas vocalizaciones, esta sí fue distinta entre los sitios ($F = 10.22$; $g.l. = 2.3 / 778$; $p < 0.001$); en donde para el sitio “Silencioso” las vocalizaciones de todas las aves en conjunto abarcaron un total de 2,73 horas en 216 vocalizaciones, mientras que para el sitio “Ruidoso” las vocalizaciones sumaron un total de 1,43 horas en 581 vocalizaciones.

Discusión

Los resultados obtenidos confirman un efecto negativo del ruido sobre la actividad acústica, más no sobre la riqueza de especies registrada en la zona. Esto indica que, aunque la composición de especies no varía significativamente, los individuos que habitan el sitio más ruidoso efectivamente emiten señales acústicas de menor duración, pero en mayor cantidad. Esta variación de las características acústicas del canto por parte de la comunidad que habita el sitio ruidoso sugiere que el ruido podría estar afectando la comunicación entre individuos y sus interacciones sociales. Esta incomunicación resulta crítica durante el periodo de estudio, ya que la mayoría de las especies se encontraba realizando actividades reproductivas (obs. pers.).

Conociendo la importancia y multifuncionalidad de la actividad acústica, se deduce que producir y mantener cantos y llamadas, implica un alto gasto de energía (Catchpole, 1979). Por lo tanto, se puede suponer que individuos que no se encuentren en un ambiente acústico óptimo, elegirán invertir su energía en la producción de vocalizaciones menos largas, como se observó en el sitio ruidoso, probablemente intentando comunicarse únicamente durante los periodos menos ruidosos del día (Mendes *et al.* 2010). A pesar de que esta alternativa parezca una adaptación ante el disturbio, las consecuencias de mantener una menor actividad acústica son potencialmente negativas. Por ejemplo, sugiere que individuos que habitan cerca de carreteras, no logran escucharse, dificultando el aprendizaje de cantos y generando problemas de comunicación con posibles parejas (Barot, 1999). Asimismo, la defensa del territorio implica presencia y advertencia constante, por lo que limitar la actividad acústica, significa disminuir el área del territorio a defender. Además, el ruido impide detectar la presencia de depredadores, disminuyendo la supervivencia de las presas (Van der Zande *et al.* 1980; Brotons & Herrando 2001; Peris & Pescaeldor 2004; Brumm 2006).

La similitud en la riqueza de especies entre sitios se opone a la predicción inicial. Este resultado podría deberse a la cercanía de ambos sitios (Fig. 1), ya que la distribución de las especies con alta capacidad de desplazamiento como las aves, no se vería restringida entre sitios contiguos. Además, a pesar de las diferencias en la composición vegetal de ambos sitios, existen características ambientales comunes a lo largo de toda la desembocadura del río, permitiendo la presencia de un grupo de especies relativamente constante a lo largo de toda el área muestreada.

Por ejemplo, el río en sí podría estar afectando la propagación del sonido en ambos sitios debido a las características acústicas asociadas a cuerpos de agua; entre ellas, el disturbio acústico generado por el paso de agua representa un factor de ruido natural, al cual muchas especies podrían estar adaptadas (Robledo, 2004). Asimismo, la refracción de las vocalizaciones al entrar en contacto con el agua genera pérdida de información en el mensaje (Robledo 2004). Por lo tanto, es probable que en ambientes con este tipo de características acústicas, todas las especies cuenten con las adaptaciones necesarias para comunicarse a pesar del ruido y la pérdida de información; por lo que el ruido

antropogénico no representaría un factor determinante en la composición de especies (Dubois & Martens, 1984).

Otro aspecto que los resultados obtenidos en este estudio permiten evaluar es la influencia de las características de cada sitio sobre la presencia de ciertas especies con rangos de frecuencia específicos. Por ejemplo, se ha determinado que en lugares con vegetación densa y compleja, como el manglar del sitio “silencioso”, las frecuencias a las que se producen las vocalizaciones son comparativamente más bajas a las de hábitats con vegetación menos densa como el potrero del sitio “ruidoso”. Esto concuerda con los resultados en donde especies que se comunican por frecuencias bajas (<2kHz) como *Leptotila verreauxi* y *Patagioenas cayennensis* (Columbidae) se registraron vocalizando únicamente en el sitio “silencioso”; mientras que *Ramphocelus costarisensis* y *Thraupis episcopus* (Thraupidae), especies que utilizan un rango de frecuencias alto (>5kHz), se encontraron vocalizando únicamente en el sitio “ruidoso” (Cuadro 1.). Asimismo, se refuerza la idea de que las especies que logran adaptarse a ambientes acústicamente perturbados son aquellas que utilizan frecuencias altas para comunicarse, evitando el enmascaramiento del ruido, el cual suele transmitirse a baja frecuencia (Bayne *et al.* 2008; Hu & Cardoso 2009; Gordillo *et al.* 2013).

En conclusión, la actividad acústica de la comunidad de aves de la desembocadura del río Rincón, se vio afectada negativamente por el ruido generado a partir de la intervención antropogénica en la zona. La riqueza de especies no está directamente afectada por el ruido; sin embargo, este factor sí influencia la presencia de ciertos grupos de aves, evitando la comunicación acústica entre individuos de especies que utilizan un rango de baja frecuencia.

Bibliografía

- Barot, T. (1999) Songbirds forget their tunes in cacophony of road noise. The Sunday Times, January 10th.
- 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
- Bradshaw, C. J., S. Boutin, and D. Hebert. 1997. Effects of petroleum development on woodland caribou in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 61:1127–1133.
- Brotons, L. & Herrando, S. (2001) Reduced bird occurrence in pine forest fragments associated with road proximity in a Mediterranean agricultural area. *Landscape and Urban Planning* 57: 77-89.
- Brumm, H. (2004) The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology* 73, 434–440.
- Brumm, H. (2006). Animal communication: city birds have changed their tune. *Current Biology* 16,1003–1004.
- Catchpole, C.K. (1979) *Vocal communication in Birds*. Edward Arnold. London.
- Chappell MA, Bachman GC. 2002. Energetic cost of begging behaviour. In: Wright J, Leonard ML, editors. *The evolution of begging: competition, cooperation and communication*. Dordrecht (The Netherlands): Kluwer Academic Publishers. p. 143–162

- Cynx J, Lewis R, Tavel B, Hanson T. 1998. Amplitude regulation of vocalizations in noise by a songbird, *Taeniopygia guttata*. *Anim Behav.* 56:107–113.
- Delaney, D. K., T. G. Grubb, P. Beier, L. L. Pater, and M. H. Resier 1999. Effects of helicopter noise on Mexican spotted owls. *Journal of Wildlife Management* 63:60–76.
- Dubois A, Martens J. 1984. A case of possible vocal convergence between frogs and a bird in Himalayan torrents. *J Ornithol.* 125: 455–463.
- Forman, R.T.T., Reineking, B. & Hersperger, A.M. (2002) Road traffic and nearby grassland bird patterns in suburbanizing landscape. *Environmental Management*, 29, 782– 800.
- Gordillo, M. A., Ortiz, R. M. F. & Navarro, S. A. G. 2013. Estructura y función de las vocalizaciones de las aves. *Revista de Cultura Científica*, 124, 109-110.
- Habib, L. D., E. M. Bayne and S. Boutin. 2007. Chronic industrial noise affects pairing success and age structure of Ovenbirds *Seiurus aurocapilla*. *Journal of Applied Ecology* 44:176–184.
- Heaton JT, Brauth SE. 1999. Effects of deafening on the development of nestling and juvenile vocalizations in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *J Comp Psychol.* 113:314–320.
- Hu, Y., & Cardoso, G. C. (2009). Are bird species that vocalize at higher frequencies preadapted to inhabit noisy urban areas? *Behavioral Ecology*, 20(6), 1268-1273.
- Krause, B. (2008) Anatomy of the soundscape: Evolving Perspectives. *J. Audio Eng. Soc.*, Vol. 56, No.1/2.
- Leonard ML, Horn AG. 2005. Ambient noise and the design of begging signals. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 272:651–656
- Mendes, S., Cavalcante, K., Colino-Rabanal, V., & Peris, S. (2010). Evaluación del impacto de la contaminación acústica en el rango de vocalización de Paseriformes basado en el SIL- “Speech Interference Level”. *Revista de Acústica*, 41(3-4), 33-41.
- Myrberg, A. A. 1990. Effects of man-made noise on the behaviour of marine mammals. *Environment International* 16:575–586
- Patricelli GL, Blickley JL. 2006. Avian communication in urban noise: causes and consequences of vocal adjustment. *Auk.* 123:639–650.
- Peris, S. J. & Pescador, M. (2004) Effects of traffic noise on passerine populations in Mediterranean wooded pastures. *Applied Acoustics* 65: 357–366.
- Pescador, M. & Peris, S.J. (2007) Influence of roads on bird nest predation: An experimental study in the Iberian Peninsula / *Landscape and Urban Planning* 82: 66–71.
- Reijnen, R., Foppen, R. & Veenbaas, G. (1997) Disturbance by traffic of breeding birds: evaluation of the effect and considerations in planning and managing road corridors. *Biodiversity and Conservation* 6, 567–581.
- Robledo, F. H. (2004). Riesgos físicos I: ruido, vibraciones y presiones anormales. Ecoe Ediciones. Bogotá, Colombia.
- Slabbekoorn, H., and M. Peet. 2003. Birds sing at higher pitch in urban noise. *Nature* 424:267.

- Van der Zande, A.N., Keurs, J. & Weijden, W.J. (1980). The impact of roads on the densities of four bird species in an open field hábitat-evidence for a long distance effect. *Biological Conservation* 18: 299-321.
- Warren P, Katti M, Ermann M, Brazel A. 2006. Urban bioacoustics— it's not just noise. *Anim Behav.* 71:491–502
- Watanabe A, Eda-Fujiwara H, Kimura T. (2007). Auditory feedback is necessary for long-term maintenance of high-frequency sound syllables in the song of adult male budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *J Comp Physiol A.* 193:81–97.
- Weiserbs, A. & Jacob, J.J. (2001) Is breeding bird distribution affected by motorway traffic noise? *Alauda* 69, 483– 489.
- Wood WE, Yezerinac SW. 2006. Song sparrow (*Melospiza melodia*) song varies with urban noise. *Auk.* 123:650–659.

Cuadros y Figuras

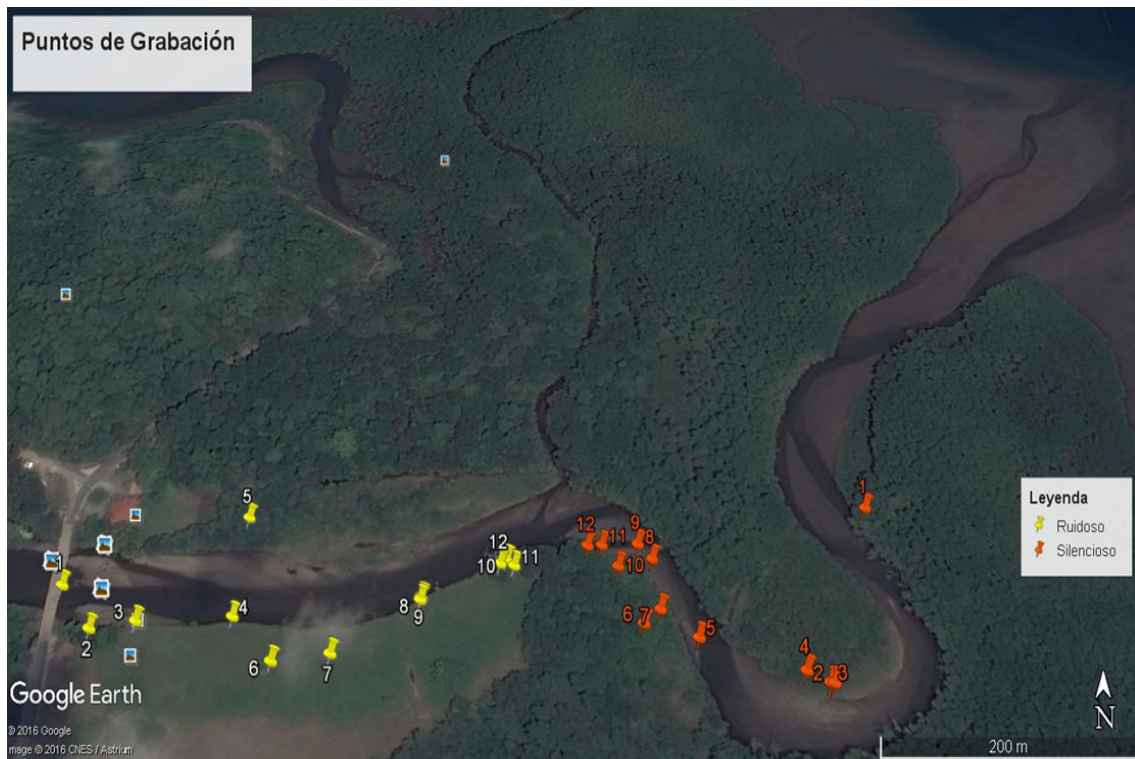


Figura 1. Puntos de grabación a lo largo del río; en amarillo los 12 puntos en el sitio “ruidoso” y en naranja los 12 puntos en el sitio “silencioso”.

Cuadro 1. Lista de especies de aves identificadas vocalizando en los análisis acústicos de las grabaciones según el sitio.

| Familia | Especie | Sitio ruidoso | Sitio Silencioso |
|----------------|----------------------------------|----------------------|-------------------------|
| Accipitridae | <i>Rupornis magnirostris</i> | | X |
| Alcedinidae | <i>Chloroceryle aenea</i> | | X |
| | <i>Chloroceryle americana</i> | X | X |
| Ardeidae | <i>Tigrisoma mexicanum</i> | X | X |
| Columbidae | <i>Columbina talpacoti</i> | X | X |
| | <i>Leptotila verreauxi</i> | | X |
| | <i>Patagioenas cayennensis</i> | | X |
| Emberizidae | <i>Arremon aurantirostris</i> | X | X |
| Falconidae | <i>Micrastur semitorquatus</i> | X | X |
| Furnariidae | <i>Xiphorhynchus susurrans</i> | X | X |
| | <i>Lepidocolaptes souleyetii</i> | X | |
| Hirundinidae | <i>Tachycineta albilinea</i> | X | X |
| Icteridae | <i>Quiscalus mexicanus</i> | | X |
| | <i>Cacicus uropygialis</i> | X | |
| Picidae | <i>Campephilus guatemalensis</i> | | X |
| | <i>Dryocopus lineatus</i> | X | |
| | <i>Melanerpes rubricapillus</i> | X | X |
| Psittacidae | <i>Amazona autumnalis</i> | X | X |
| | <i>Amazona farinosa</i> | X | X |
| Ramphastidae | <i>Ramphastos ambiguus</i> | X | |
| Scolopacidae | <i>Actitis macularius</i> | | X |
| Thamnophilidae | <i>Microrhophias quixensis</i> | X | |
| | <i>Thamnophilus bridgesi</i> | X | |
| Thraupidae | <i>Ramphocelus costarisensis</i> | X | |
| | <i>Thraupis episcopus</i> | X | |
| Tinamidae | <i>Tinamus major</i> | | X |
| Troglodytidae | <i>Cantorchilus elutus</i> | X | X |
| | <i>Thryophilus rufalbus</i> | | X |
| | <i>Troglodytes aedon</i> | X | |
| Trogonidae | <i>Trogon caligatus</i> | X | X |

| Familia | Especie | Sitio ruidoso | Sitio Silencioso |
|----------------|------------------------------|----------------------|-------------------------|
| Tyrannidae | <i>Attila spadiceus</i> | X | X |
| | <i>Contopus sordidulus</i> | X | |
| | <i>Legatus leucophaeus</i> | X | X |
| | <i>Myiozetetes similis</i> | X | |
| | <i>Pitangus sulphuratus</i> | X | X |
| Vireonidae | <i>Pachysylvia decurtata</i> | | X |

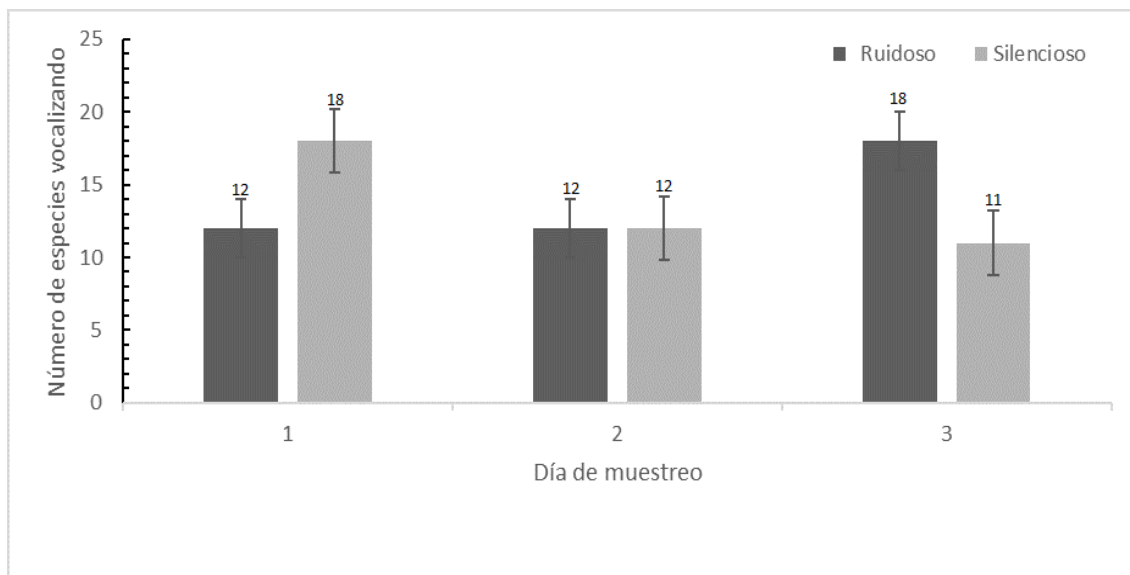


Figura 2. Número de especies de aves vocalizando según el sitio y el día de muestreo.

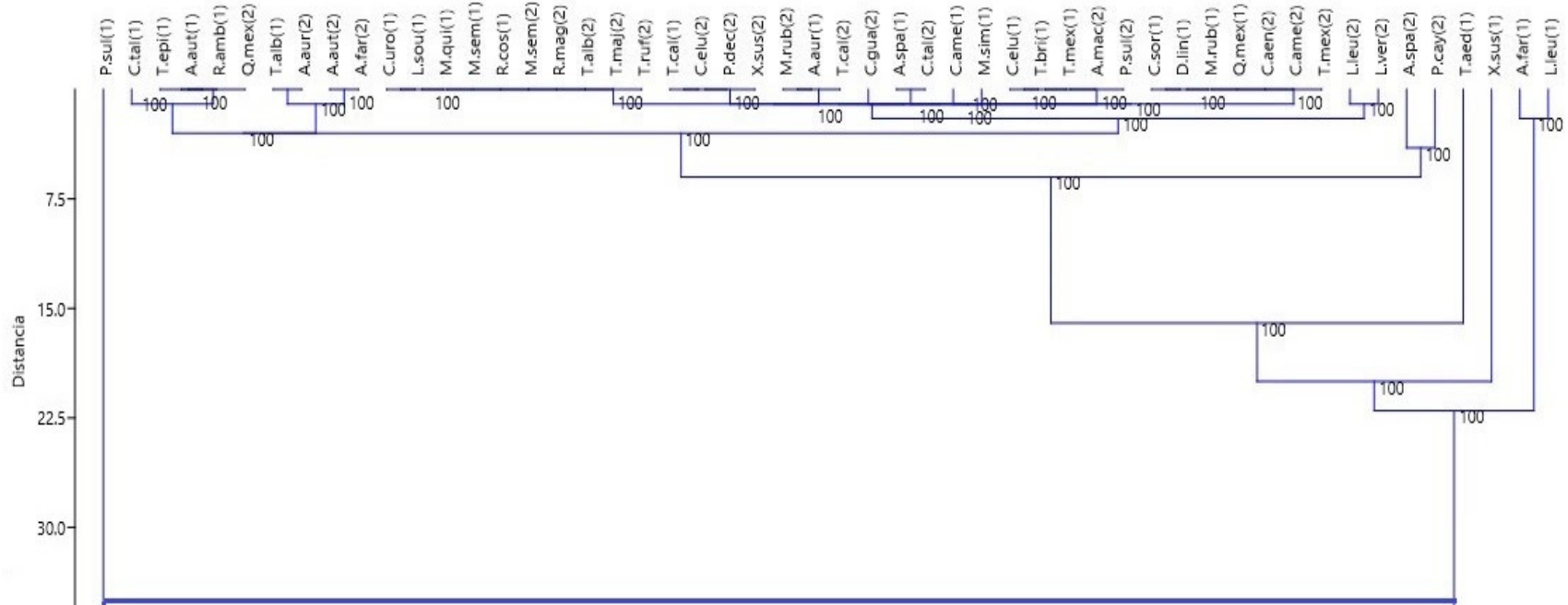


Figura 3. Análisis de conglomerados para todas las especies identificadas en ambos sitios según el número de vocalizaciones emitidas. El (1) representa a las especies vocalizando en el sitio Ruidoso y (2) en el sitio Silencioso. (BootN: 500). El nombre de cada una de las especies está representado por la primera letra del género en mayúscula y las primeras tres letras del epíteto específico.

Factores que afectan la distribución de agallas del psílido *Trichoermes magna* (Hemiptera: Triozidae) en el árbol *Pseudolmedia spuria* (Moraceae)

Geovanna Rojas-Malavasi

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

Las agallas de psílidos han sido poco estudiadas en cuanto a los factores que influyen en su distribución dentro de sus plantas hospederas. Las variaciones en cuanto a su distribución pueden ser evaluadas en múltiples niveles, desde la escala geográfica hasta dentro de la misma planta, como se evaluó en este trabajo. Se probó que el tamaño del árbol y su diámetro no influyó con el número de agallas total, la cantidad de agallas total entre árboles es muy diferente por motivos aún desconocidos. Se observó también que los factores más influyentes de esta distribución fueron la cobertura boscosa y la altura de recolección de las muestras. Las hojas cercanas al meristemo fueron las más ovipositadas, y dentro de éstas las que tenían una mayor área foliar tenían más agallas así como las que estaban en dirección Este. En conclusión, el número de agallas sí se ve afectado con los factores medidos. Falta por conocer más acerca de la fenología entre los árboles y psílidos, así como las relaciones ecológicas que estos insectos tienen con sus avispa inquilinas.

Palabras claves: altura, cobertura, hojas, posición, punto cardinal, ramas.

Una agalla es un crecimiento anormal del tejido de una planta (Mani 1964) que es causado por un insecto hospedero que se alimenta de ella en una relación muy especializada (Nieves-Aldrey 1998). Este fenómeno está regulado por muchos factores, como la presencia de la planta hospedera y la variación temporal, interespecífica e intra-individual de la expresión de los distintos órganos de la planta (Hunter *et al.* 1992). Por otro lado, la variación de factores externos como temperatura y humedad también podrían influir como se distribuyen las agallas (Toma & Mendonça 2014). La variación en la distribución de las agallas se presenta en distintos niveles: en una escala geográfica, la cual es dependiente de la distribución del huésped, hasta dentro de los órganos de la planta (Toma & Mendonça 2014).

Existen estudios que tratan de comprender cómo los factores mencionados afectan la distribución de agallas dentro del huésped (Toma & Mendonça 2014). En éstos encontraron diferencias en la abundancia de agallas por hoja en cada uno de los puntos cardinales según el hábitat así como en las partes altas, medias y bajas de la copa de los árboles (Basset 1991, Leite *et al.* 2011a). Esta variación probablemente es debido a que en cada dirección y altura las hojas reciben una distinta cantidad de luz y viento (Leite *et al.* 2011a, 2011b). Incluso se ha estudiado la influencia del tamaño del huésped y su complejidad estructural en la abundancia de agallas (Araújo *et al.* 2003). Asimismo, se encontró que esto cambiaba según el hábitat en el que estaban las plantas y los inductores de agallas (Leite *et al.* 2011b).

Entre los insectos inductores de agallas, se encuentran los psílidos. Estos son hemípteros pertenecientes al suborden Stenorrhyncha, entre los cuales, varias familias como Triozidae, inducen agallas (Yang *et al.* 2001) y son muy específicos a las plantas hospederas que son, principalmente, dicotiledóneas (Burckhart *et al.* 2004). Una de las especies utilizadas por esta familia de psílidos son los árboles de la especie *Pseudolmedia spuria* (Sw.) Griseb. En este estudio se evaluó si los cambios en la

distribución y abundancia de las agallas dentro de la planta varían con factores como la altura en la planta, cobertura de dosel y punto cardinal. En trabajos similares con himenópteros inductores, se ha observado que estos factores pueden ser influyentes (Toma & Mendonça 2014). La respuesta de los psílidos ante esas variables ambientales podría ser diferente dado que, al menos en herviboría, la distribución de insectos en distintos tipos de hoja y la preferencia por distintas condiciones ambientales (iluminación, altura) varían entre taxones (Basset 1991). Diferente a los insectos inductores de otros órdenes, el mecanismo de inducción de agallas en los psílidos es por medio de la vía salival y se piensa que evolucionó como un medio para aislarlos de la depredación y la desecación (Hodkinson 1984).

En cuanto a los árboles, pueden haber diferentes factores que determinen la presencia o no de agallas en los mismos, como por ejemplo la edad o el hábitat. Árboles más grandes podrían tener un mayor vigor o más mecanismos para defenderse de los inductores (Vrcibradic *et al.* 2000). Dentro de cada árbol, podrían haber diferencias entre las ramas, por ejemplo, se ha observado una mayor abundancia de agallas en ramas ubicadas en los puntos cardinales hacia el borde (Este) y en las de mayor altura, dado que deberían tener una menor cobertura y una mayor exposición al viento y un posible exceso de luz (Leite *et al.* 2011b). Se ha visto que para insectos pequeños el viento mejora su dispersión y se sabe que el exceso de luz puede hacer a las plantas más susceptibles al ataque de algunos agalladores debido a que influencia la calidad de los tejidos vegetales (Leite *et al.* 2006, 2009).

Además, se espera encontrar más agallas en las hojas más cercanas al meristemo en el momento de observación (Weis *et al.* 1988), debido a que en las hojas jóvenes hay mayor abundancia de fitohormonas relacionadas con el crecimiento, como las auxinas y las giberelinas (Skuhrava *et al.* 1984). Los psílidos manipulan estos mecanismos para producir el crecimiento hipertrófico o proliferación celular (Skuhrava *et al.* 1984) y las agallas podrían actuar como sumideros y disminuir el crecimiento en el meristemo cuando estas se van desarrollando (De Bruyn *et al.* 1997). Por tanto, se va a determinar qué tanto efecto podrían tener los factores anteriormente mencionados (repartidos en tres niveles: árboles, ramas y hojas) en la cantidad de agallas presentes por árbol, por ramas y por hojas.

Materiales y métodos

Sitio de muestreo – Se realizó el muestreo en una finca con plantaciones de cacao en la localidad de Aguabuena el cantón de Osa 8°39'30'' N 83°28'32''W, Puntarenas, en las cercanías del Laboratorio Interdisciplinario Osa-Golfito durante los días 26-31 de enero, y los primeros días de febrero. El sitio presenta un clima tropical húmedo con lluvias de abril a diciembre que pueden llegar a ser entre 2500-6000 mm/año (Oficina subregional Osa 2016). Durante las fechas de muestreo no se presentaron lluvias y el suelo de la finca presentó una gran cantidad de hojarasca. Se caracterizó el sitio por tener un sotobosque dominado por árboles de cacao, y por árboles jóvenes de varias especies incluida la especie en estudio *Pseudolmedia spuria*. A pesar de presentar la homogeneidad que se esperaría en una plantación, habían otras especies de árboles grandes, posiblemente porque la plantación está abandonada, no se le da mantenimiento y no se remueven las especies de árboles y plántulas distintas al cacao. Dentro de la plantación, algunos árboles han generado claros al caer creando distintos grados de alteración en donde crecen plantas pequeñas de árboles y herbáceas. Por lo cual existen distintas condiciones de luz y composición vegetal.

Toma de datos – Con el fin de explicar si variables propias de los árboles pueden influenciar la presencia y ausencia de agallas en cada uno de éstos, así como para encontrar las agallas para muestrear, se buscaron árboles de *P. spuria* con y sin agallas en el sitio de estudio. Se podía diferenciar el estadio o la antigüedad de las agallas según su forma, color y tamaño, las agallas adultas presentaban una forma ovoidal esférica y presentaban un hoyo en el ápice, las jóvenes tenían forma de volcán y las del año anterior (o viejas) ya estaban secas y marrones. Para comprobar si la cantidad de luz y las medidas de tamaño del árbol afectan en la cantidad de agallas que tienen los árboles, se tomó su altura, cobertura en los cuatro puntos cardinales (la cual se promedió para obtener una por árbol) y el DAP (Diámetro a la altura del pecho) para comprobar si estas diferencias en los árboles influyen la cantidad de agallas que se desarrollan en cada árbol.

En los árboles que tuvieran hojas con agallas, luego de medir las variables anteriores, se muestrearon sus ramas, para medir si el número de agallas en cada hoja cambia con la altura, la cobertura, el punto cardinal o la posición en la que se encuentra la hoja. Para esto, en los cuatro puntos cardinales (N, S, E, O) se seleccionaron seis ramas de distintas alturas que tuvieran al menos una hoja con agallas, cuando era posible, sino solamente a la altura que tuvieran las agallas. Para saber si existen alturas en las cuales las agallas son más frecuentes o tienden a ser más abundantes, se anotó para todas las ramas muestreadas la altura en la que estaban. Para recolectar las ramas a mayor altura se usó una podadora telescópica. Para estimar que tanto cubrían otras plantas a los árboles, se midió la cobertura de dosel con un densiómetro de espejo cóncavo, a una distancia que oscilaba entre 20-0 cm de la rama que llegara más externa al tronco. Para evaluar si los psíldos tienden a elegir más las hojas presentes en la parte proximal de las ramas, se contó la posición de las hojas en la rama desde el ápice de la rama hasta su base, de forma tal que la hoja más cercana al meristemo sería la que se cuenta primero y se tomó en cuenta el número total de hojas en cada rama.

Se midió el área de la hoja utilizando fotografías que se tomaron con una cámara SONY DSCHX-300 junto con una regla metálica. Estas se analizaron con el programa Image J 1.51h (Rasband, 1997-2016). Las agallas se caracterizaron según las diferencias en la morfología, y se identificaban al ser de forma ovoide sin tricomas con un ostiolo en el ápice. Además de esto se pusieron bolsas alrededor de hojas agalladas cerca de eclosionar para saber la identidad taxonómica del inductor de las agallas y de los parasitoides o inquilinos que presentara. Para identificar al psílido adulto se usó una guía taxonómica de Psylloidea (Brown & Hodkinson 1988).

Análisis Estadístico – Se realizó una prueba de ANOVA para comprobar si los árboles varían entre sí, posteriormente un modelo lineal generalizado especificando una distribución de Poisson, para comprobar si las características propias de los árboles como su altura total y el diámetro a la altura del pecho (DAP) influyen las diferencias encontradas en la cantidad total de agallas presentes en cada árbol. Además, se analizó la cantidad de agallas por rama con un modelo lineal generalizado de efectos mixtos con el árbol como variable aleatoria, dado que se encontró que hay una gran variación de la respuesta de número de agallas entre árboles. A esta cantidad de agallas por rama, se les analizó las variables punto cardinal (Este, Oeste, Norte, Sur), la cobertura por punto cardinal, la altura en la que estaba la rama y el componente aleatorio de árbol. Esto para comprobar si existen variaciones en la distribución de la cantidad de agallas en las ramas con respecto a los factores medidos. En las hojas se evaluó si existe una influencia del área foliar en el número de agallas por hoja con un modelo lineal generalizado. Además, se probó si existen diferencias entre la cantidad de agallas según la posición que cada

hoja de las ramas muestreadas ocupa en ésta y su área foliar, lo primero por medio de un análisis de Kruskal-Wallis y lo segundo con un modelo de regresión lineal.

Resultados

En total se muestrearon 18 árboles, de los cuales 13 presentaron muchas o pocas agallas y el resto no se encontraron (Fig. 1). Se revisaron un total de 245 ramas las cuales tenían un total de 405 hojas agalladas. El número de agallas encontradas en cada árbol varió entre 0 y 362 (Fig 1). La especie de psílido inductor de las agallas fue identificada como *Trichoermes magna*, además en la agalla se encontraron avispas inquilinas de la familia Eulophidae (Tetrachistinae) identificadas como *Aprostocetus (Aprostocetus)* sp. Del total de 1655 agallas 83 estaban ocupadas por estos inquilinos (entre 1-4 inquilinos por agalla). Además, 74 agallas presentaron variaciones en su morfología al desarrollar una corona de picos alrededor del ostiolo, 176 no presentaron ninguna morfología evidente dado que ya estaban abiertas o degradadas por el tiempo y el resto de las 1405 agallas contadas no presentaron estos picos de un modo evidente, siendo su superficie lisa (Fig. 2).

La forma de las agallas era relativamente constante, globosa-ovoidal usualmente sobre algún haz vascular de la hoja ya fuera el principal o alguno secundario. Las pequeñas en forma de volcán fueron un total de 132, las adultas 1368 y las viejas de generaciones anteriores fueron 126. Se encontró que en cada árbol la cantidad de agallas difiere ($F=19.76$, g.l.=17, $p<0.001$, Fig. 1 y 3). Sin embargo, no se encontró un efecto del DAP ($F=4.28$, g.l.=16, $p=0.18$, Fig. 3a) o de la altura del árbol ($F=1.70$, g.l.=16, $p=0.08$, Fig. 3b) en esta variación en la cantidad de agallas. Por otro lado, se observó que, para ramas ubicadas en direcciones distintas al este, la cantidad de agallas tiende a disminuir con respecto al este (Fig. 4) en el siguiente orden: Norte ($z=-2.41$, g.l.=244, $p=0.01$), Oeste ($z=-2.65$, g.l. =244, $p=0.008$) y Sur ($z=-3.97$, g.l.=244, $p<0.001$), donde el Sur es el que presenta la menor abundancia.

Se observaron diferencias en la cantidad de agallas en las ramas recolectadas en cada altura, donde existe un efecto negativo con el incremento de la altura, es decir, en alturas bajas tiende a aumentar el número de agallas ($z=-4.32$, g.l.=244, $p<0.001$, ver Fig. 5) y se observó que la cantidad de agallas por hoja también disminuye con el incremento en la altura, presentándose las mayores abundancias en alturas 1.5-3.5 m (Fig. 5). Para el caso de la cobertura el efecto no es tan significativo, sin embargo, si existe un incremento positivo en la cantidad de agallas cuando la cobertura boscosa es mayor ($z=2.83$, g.l.=244, $p=0.008$, Fig. 4).

En el caso de las hojas se observa un ligero incremento en la cantidad de agallas con el área foliar, las cuales también tienden a ser mayores en las primeras posiciones de la hoja ($t=4.26$, g.l.=404, $p<0.001$, Figs. 6 y 7). Por otro lado, hay una diferencia en la cantidad de agallas con la posición de la hoja en la rama, el número de agallas en las primeras posiciones de cada rama tiende a ser mayor que en hojas presentes en posiciones más alejadas del meristemo, y luego de la cuarta posición se observa una disminución drástica ($\chi^2 =258.54$, g.l.=14, $p<0.001$, Fig. 7).

Discusión

Idealmente, árboles más grandes (tanto en altura total como en DAP) o en diámetro de la copa van a contener una mayor cantidad de recursos para abastecer a una gran cantidad de agalladores (Lawton 1983, Collevatti & Sperber 1997, Ishihara *et al.* 2007). Sin embargo, en este caso no se observó una relación lineal entre el tamaño del árbol y el

número de agallas. Desde otro punto de vista, un árbol más grande no necesariamente va a ser ovipositado más intensamente que uno pequeño, más bien al ser más grande el recurso se distribuye más y se podría encontrar una menor cantidad de agallas por hoja (Ngakan & Yukawa 1996). Pero esto no fue lo que se encontró tampoco, sino que parece que no todos los árboles de la misma especie son óptimos para el desarrollo de organismos inductores, según lo hipotetizado por Janzen (1968) (Egan & Orr 2007). Esto se comprobó en un estudio en árboles que se les midió el número y densidad de agallas durante varios años; algunos árboles son más susceptibles a ser agallados que otros y esta tendencia se mantiene aún con el paso del tiempo por razones que aún no se comprenden del todo (Hartley & Lawton 1992). Algunos insectos pueden ovipositarlos y desarrollarse diferencialmente en función de las capacidades de resistencia o de la calidad nutricional de cada árbol (Horner & Abrahamson 1992). Sin embargo, el grado de nitrógeno que contienen las hojas no fue influyente en un estudio realizado con cinípidos, ya que los agalladores manipulan al huésped y logran obtener los nutrientes necesarios (Hartley & Lawton 1992). Esto concuerda con lo que se encontró en el presente estudio, la ausencia de una relación entre el número de agallas por árbol y sus dimensiones (Egan & Orr 2007). Otros factores tales como la complejidad estructural del árbol, diferencias en la producción de metabolitos secundarios, entre otros, podrían haber influido (Ngakan & Yukawa 1996). Para futuros estudios se recomendaría cuantificar la abundancia o dimensiones de las ramas para comprobar si otras variables de tamaño del hospedero tienen relación con el número de agallas.

Los individuos recolectados de las agallas con picos alrededor del ostiolo no presentaron diferencias morfológicas aparentes, por lo tanto, esta diferencia fenotípica inusual podría deberse a diferencias en las reacciones de los árboles ante el organismo inductor (Horner & Abrahamson 1992, Egan & Orr 2007). Este mismo factor podría haber influenciado que muy pocos árboles presentaran inquilinos de agallas. La probabilidad de que un mismo árbol sea apto para que se desarrollen las agallas de *Aprostocetus* sp. y las de *T. magna* debería ser menor dado que al parecer esta avispa puede inducir su agalla solamente en presencia de la del psílido. Esto restringiría mucho el margen de selección para *Aprostocetus* (Egan & Orr 2007).

Observar una mayor cantidad de agallas en la dirección este podría estar relacionado con la cercanía de uno de los bordes de la finca de cacao, el cual estaba en dirección Noroeste. En otros estudios similares se ha hipotetizado que insectos inductores de agallas pequeños como *Eurytoma* (Hymenoptera: Eurytomidae) tienden a ser más abundantes en la dirección en la cual se dirige el viento y que en lugares ubicados al Sur del Ecuador se esperaría que el follaje expuesto hacia el Este esté más expuesto al viento (Leite *et al.* 2009). Esto podría favorecerlo debido a sus patrones de movilización en el espacio (Feng 2004, 2005), lo que podría influir en el número de agallas observado. En otro caso, se comprobó para una polilla la dirección del viento fue importante a la hora de la detección de los compuestos volátiles de su planta hospedera (Hartman, 1984), esto podría ayudar a los psílicos a la hora de ubicar la planta huésped y explicar las diferencias en los grados de uso en cada punto cardinal. Además de que se sabe que los insectos pequeños pueden usar el viento para dispersarse (Leite *et al.* 2009).

En el árbol *Caryocar brasiliense* se han encontrado que insectos inductores como *Eurytoma* sp. (Hymenoptera) y otro desconocido realizaron más agallas en el interior de la copa de los árboles, donde existía una estructura más compleja, mientras que una avispa de la familia Eulophidae presentó el patrón contrario (Leite *et al.* 2009, 2011a, 2011b), al igual que en el caso de herbívoros no inductores de agallas (Basset 1991). Este patrón sugiere que la presencia de una arquitectura vegetal más compleja favorece la presencia

de algunas agallas, las cuales podrían ser sensibles a ciertas condiciones microclimáticas a pesar de la protección que la agalla les confiere (Clarck-Tapia et al. 2013), o debido a una mayor cantidad de sitios de oviposición (Araújo et al. 2003, Collevatti & Sperber 1997), independientemente de si hojas más o menos expuestas al sol proveen de mejores recursos. Esto se relaciona con haber encontrado más agallas en sitios con mayor cobertura, lo cual evidencia que estos organismos evitan el estrés microclimático derivado de la exposición directa (Clarck-Tapia et al. 2013, Leege 2006). La sensibilidad hacia la desecación es una cualidad que se ha atribuido a las ninfas de psílidos y se piensa que es un factor que influyó en la evolución del hábito gallícola en estos insectos (Hodkinson 1984). A su vez, este hallazgo concuerda con que los psílidos desarrollen agallas del lado del envés y con que estas sean más comunes en las alturas bajas de cada árbol, menores a 4 m, donde el mismo árbol de *P. spuria* y el follaje adyacente proporcionan un ambiente más cubierto (Clarck-Tapia et al. 2013).

Se observó que la posición de la hoja en la rama tiene influencia en la cantidad de agallas observadas por hoja. Se ha visto que los tejidos meristemáticos son preferidos por los agalladores (Fritz et al. 1987, Ishihara et al. 2007) debido a que presentan una mayor cantidad de nutrientes y fitohormonas. Además, esto podrían constituir un mecanismo para evitar la abscisión (Vrcibradic et al. 2000). Este patrón podría estar relacionado con la sincronización entre la fenología del crecimiento del huésped y la del agallador, como ha sido observado en agallas de áfidos (Ngakan & Yukawa 1996) y en cecidómidos (Yukawa, 2000). Estos trabajos se han realizado principalmente en zonas templadas donde hay estaciones y patrones fenológicos más marcados que en los trópicos. En la especie en estudio la estacionalidad de las lluvias es la que podría coincidir con la época de oviposición de los psílidos en ciclos anuales (Sheng, 1997). Esto lo describieron Leite et al. (2009), quienes encontraron una predominancia de cantidad de agallas en las hojas 1 y 2 en un sitio y en las hojas 3 y 4 en otro sitio, que podría ser explicado por la sincronización entre la oviposición de los agalladores y el crecimiento del huésped. Esto sugiere que el momento de oviposición podría ser breve, y que durante ese tiempo se seleccionaron las hojas que estaban aún en crecimiento (Leite et al. 2009). Sin embargo, no se tiene el conocimiento de que tan sincronizado es el crecimiento entre árboles y ni siquiera si todos son capaces de crecer por igual (Mopper & Simberloff 1995). Aunque puedan observarse patrones, probablemente no todas las ramas ni árboles se desarrollaron al mismo tiempo y más bien aquellos en los que el crecimiento coincidió con la época reproductiva de los psílidos podrían presentar cantidades mayores de agallas (Mopper & Simberloff 1995). Esto se puede relacionar con lo que se observó al analizar el número total de agallas por árbol. La tendencia de algunos árboles a presentar más agallas que otros podría deberse a que la fenología de la reproducción del insecto coincide con el crecimiento de brotes del árbol (Hartley & Lawton 1992). Por lo cual se recomendaría medir si los árboles que parecen ser más susceptibles a agalladores desarrollan nuevo follaje en el mismo período en el cual los psílidos ovipositan.

Esta tendencia a colonizar tejidos en crecimiento, observada principalmente para organismos agalladores, se relaciona con la hipótesis de vigor del crecimiento, la cual establece que los herbívoros prefieren órganos vegetales que estén en crecimiento (Price 1991), en los cuales logran alcanzar su mejor desempeño. Tal vez el hecho de que algunos árboles desarrollen más brotes que otros, podría presionar a los inductores a ovipositar más agallas en pocas hojas al limitarles el recurso disponible a aquellas hojas que estén en crecimiento. Esto coincide con los resultados obtenidos donde la mayor cantidad de agallas se encontraron en alturas medias en los árboles, donde debería haber una mayor complejidad estructural que en las ramas de la copa que tenían menos ramificaciones. Para comprobar esto habría que evaluar este factor individualmente y en

un largo plazo. No obstante, otras investigaciones contradicen esta hipótesis del vigor, donde más bien los módulos son seleccionados por tener mayor tamaño (Araújo *et al.* 2003), sin embargo, para este sistema parece que sí es un factor muy influyente en la oviposición de estos psílicos.

Además de este resultado, la tendencia a encontrar más agallas en hojas jóvenes más grandes podría deberse a dos factores: que efectivamente un mayor recurso implique un mayor uso por parte de los psílicos (Araújo *et al.* 2003), o bien, que en ciertas condiciones estos sean capaces de inducir un mayor crecimiento y desarrollo en las hojas agalladas como se ha observado en moscas cecidógenas (Weis & Kapelinski, 1984). Por tanto, aquellas hojas en las que ovipositaron crecerían más de lo que habrían crecido en ausencia del inductor. Sin embargo, un factor de error a la hora de evaluar este resultado sería que no se conoce en que momento del período de elongación de las hojas los insectos las ovipositaron, hacerlo en distintos momentos podría inflar aún más la variación observada dado que el tamaño de las hojas va cambiando conforme crecen y se elongan.

En conclusión, ni el tamaño del árbol ni las variables morfométricas elegidas influyen en la cantidad de agallas que se muestrearon por árbol, parece ser que otros factores que diferencian a los árboles entre sí, independientemente de su tamaño, influyen que tantas agallas presentan. Para la distribución de agallas en las distintas alturas y puntos cardinales, los factores evaluados influyeron en la cantidad de agallas medida. Siendo los que más determinaron su abundancia la presencia de tejidos meristemáticos y de hojas en desarrollo y la necesidad de estar en sitios más cubiertos. Se recomendaría realizar estudios a profundidad de la relación que los psílicos presentan con sus avispas inquilinas y evaluar si la fenología del huésped y el insecto tiene relación con la abundancia desigual de agallas en cada árbol.

Agradecimientos

Se agradece a los profesores de la cátedra del curso de Biología de campo Federico Bolaños, Luis Sandoval y Eduardo Chacón y a la Escuela de Biología, primero por la oportunidad de brindar el curso y la posibilidad de trabajar en estos proyectos. Además de agradecer a la Fundación Neotrópica por el uso de las instalaciones y a los habitantes de Aguabuena en Osa por permitirnos el uso de algunas de sus propiedades y zonas aledañas para realizar satisfactoriamente esta investigación. A Eduardo Chacón por toda la ayuda brindada a lo largo del desarrollo del trabajo de investigación y en distintos aspectos del análisis de datos, al profesor Paul Hanson por la ayuda con la identificación de las avispas inquilinas y por brindar libros e información que fueron de utilidad para orientar adecuadamente el desarrollo y planteamiento del proyecto y a Alejandro Vargas por su colaboración en el análisis de las áreas foliares.

Bibliografía

- Araújo, A. P. A., M. A. A. Carneiro & G. W. Fernandes. 2003. Efeitos do sexo, do vigor e do tamanho da planta hospedeira sobre a distribuição de insetos indutores de galhas em *Baccharis pseudomyriocephala* Teodoro (Asteraceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47: 483-490.
- Basset, Y. 1991. The Spatial Distribution of Herbivory, Mines and Galls within an Australian Rain Forest Tree. *Biotropica* 23: 271-281.
- Brown, R. G. & I. D. Hodkinson. 1988. Taxonomy and Ecology of the jumping plant-lice of Panama (Homoptera:Psylloidea). Scandinavian Science Press, Denmark.

- Burckhardt, D., M. M. Espírito-Santo, G. W. Fernandes & I. Malenovský. 2004. Gall-inducing jumping plant-lice of the Neotropical genus *Baccharopelma* (Hemiptera, Psylloidea) associated with *Baccharis* (Asteraceae). *Journal of Natural History* 38: 2051-2071.
- Clark-Tapia, R., C. Alfonso-Corrado, J. E. Campos, G. González-Adame, M. Briano-Silva, V. Aguirre-Hidalgo & J. A. Casasola-González. 2013. Abundancia y distribución de agallas foliosas en *Quercus resinosa* Liemb. (Fagaceae) en Aguascalientes, México. *Polibotánica* 36: 129-145.
- Collevatti, R. G. & F. C. Sperber. 1997. O galhador *Neopelma baccharidis* Burck. (Homoptera: Psyllidae) em *Baccharis dracunculifolia* DC. (Asteraceae): padrões individuais, locais e regionais. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 26: 45-53.
- De Bruyn, L., I. Vandevyvere, D. Jaminé & E. Prinsen. 1997. The Effects of Gall Formation by *Lipara lucens* (Diptera: Chloropidae) on its host *Phragmites australis* (Poaceae), pp. 173-187. In: Csóka, G., W. J. Mattson, G. N. Stone & P. W. Price (Eds). *Biology of Gall Inducing Arthropods*, USDA Forest Service, Mátrafüred, Hungary.
- Egan, P. S. & J. R. Ott. 2007. Host plant quality and local adaptation determine the distribution of a gall-forming herbivore. *Ecology* 88: 2868-2879.
- Feng, H. G.; K. M. Wu; D. F. Cheng & Y. Y. Guo. 2004. Northward migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae) and other moths in early summer observed with radar in northern China. *Journal of Economical Entomology* 97: 1874-1883.
- Feng, H. G.; K. M. Wu; Y. X. Ni; D. F. Cheng & Y. Y. Guo. 2005. High-altitude windborne transport of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera:Noctuidae) in mid-summer in northern China. *Journal of Insect Behaviour* 18: 335-349.
- Fritz, R. S., Gaud, W. S., Sacchi, C. F. & Price, P. W. 1987. Patterns of intra- and interspecific association of gall-forming sawflies in relation to shoot size on their willow host-plant. *Oecologia* 73: 159-169.
- Hartley, S. & J. Lawton. 1992. Host-Plant Manipulation by Gall-Insects: A Test of the Nutrition Hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 61: 113-119.
- Hartman, H. 1984. Ecology of gall-forming Lepidoptera on *Tetradymia*. 1. gall size and shape. 2. plant stress effects on infestation intensity. 3. within-plant horizontal and vertical-distribution. *Hilgardia* 52: 1-39.
- Hodkinson, I. D. 1984. The biology and Ecology of gall forming Psylloidea, pp. 59-78. In: *Biology of Gall Insects*. Ananthakrishnan (Ed), Oxford IBH Publishing & Co, New Delhi, Calcuta.
- Horner, J.D. & Abrahamson, W.G. 1992. Influence of plant genotype and environment on oviposition preference and offspring survival in a gallmaking herbivore. *Oecologia* 90: 323.
- Hunter, M.D., T. Ohgushi & P.W. Price. 1992. *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Academic Press, San Diego.
- Ishihara, M. I., M. Yamasaki & J. Yoshikawa. 2007. Spatial distribution and abundance of bud galls caused by eriophyoid mites among host trees *Carpinus tschonoskii*. *Journal of Applied Entomology* 131: 585-587.

- Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23-29.
- Leege, L. M. 2006. The relationship between psyllid leaf galls and redbay (*Persea borbonia*) fitness traits in sun and shade. *Plant Ecology* 184: 203-212.
- Leite, G.L.D., V. A. D'Ávila, V. M. Cerqueira, A. F. Nascimento, & G. W. Fernandes. 2011a. Spatial distribution of a spherical gall (Hymenoptera, Eulophidae) on *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 55: 396-400.
- Leite, G.L.D., A. F. Nascimento, F. M. Jesus, S. M. Alves & G. W. Fernandes. 2011b. Within tree distribution of a discoid gall on *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Revista Colombiana de Entomología* 37: 289–293.
- Leite, G.L.D., R. V. S. Veloso, F. W. S. Silva, R. E. M. Guanabens & G. W. Fernandes. 2009. Within tree distribution of a gall-inducing *Eurytoma* (Hymenoptera, Eurytomidae) on *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Revista Brasileira de Entomología* 53: 643-648.
- Leite, G.L.D., R. V. S. Veloso, J. C. Zanuncio, L.A. Fernandes & C. I. M. Almeida. 2006. Phenology of *Caryocar brasiliense* in the Brazilian Cerrado region. *Forest Ecology and Management* 236: 286-294.
- Mani, M. S. 1964. *Ecology of Plant Galls*. Dr. W. Junk Publishers, California.
- Mopper, S. & D. Simberloff. 1995. Differential Herbivory in an Oak Population: The Role of Plant Phenology and Insect Performance. *Ecology* 76: 1233-1241.
- Ngakan, P.O. & J. Yukawa. 1996. Gall Site Preference and Intraspecific Competition of *Neothoracaphis yanonis* (Homoptera: Aphididae). *Applied Entomology and Zoology* 31: 299-310.
- Nieves- Aldrey, J. 1998. Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 23: 3-12.
- Oficina Subregional Osa & S. Amador. 2016. Caracterización del Territorio Península de Osa. Inder Instituto de Desarrollo Rural, Costa Rica. https://www.inder.go.cr/territorios_inder/region_brunca/caracterizaciones/Caracterizacion-territorio-Peninsula-Osa.pdf. Accedido el 11 mayo 2017.
- Price, P. W. 1991. The Plant Vigor Hypothesis and Herbivore Attack. *Oikos* 62: 244.
- Rasband, W.S. 1997-2016. ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. <https://imagej.nih.gov/ij/>. Accedido el 11 mayo 2017.
- Sheng Tung, G., Yang, M. M. & Yang P. S. 1997. The development of an oval-shaped psyllid gall on *Cinnamomum osmophloeum* Kaneh (Lauraceae). p 193-196. In: Csóka, G., W. J. Mattson, G. N. Stone & P. W. Price (Eds). *Biology of Gall Inducing Arthropods*, USDA Forest Service, Mátrafüred, Hungary.
- Skuhrava, M., Skuhravy, V. & Brewe, J. 1984. Biology of Gall Midges, pp. 169-222. In: Ananthakrishnan (Ed). *Biology of Gall Insects*. Oxford IBH Publishing & Co, New Delhi, Calcuta.
- Toma, T. S. P. & M. S. Mendonça. 2014. Population Ecology of Gallling Arthropods in the Neotropics, pp. 69-98. In: Fernández, G. W. & Santos, J. C (Eds), *Neotropical insect galls*. Springer Dordrecht, London.

- Vrcibradic, D., Rocha, C. F. D., & Monteiro, R. F. 2000. Patterns of gall-forming in *Ossaea confertiflora* (Melastomataceae) by *Lopesia brasiliensis* (Diptera: Cecidomyiidae) in an area of Atlantic Rainforest in Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 60: 159-166.
- Weis, A. E., & Kapelinski, A. 1984. Manipulation of host plant development by the gall midge *Rhabdophaga strobiloides*. *Ecological Entomology* 9: 457-465.
- Weis, A.E., R. Walton & C. L. Crego.1988. Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. *Annual Review of Entomology* 33: 467-486.
- Yang, M.-M., C. Mitter & D. R. Miller. 2001. First incidence of inquilinism in gall-forming psyllids, with a description of the new inquiline species (Insecta, Hemiptera, Psylloidea, Psyllidae, Spondylaspidinae). *Zoologica Scripta* 30: 97-113.
- Yukawa, J. (2000). Synchronization of galls with host plant phenology. *Population Ecology* 42: 105-113.

Cuadros y Figuras

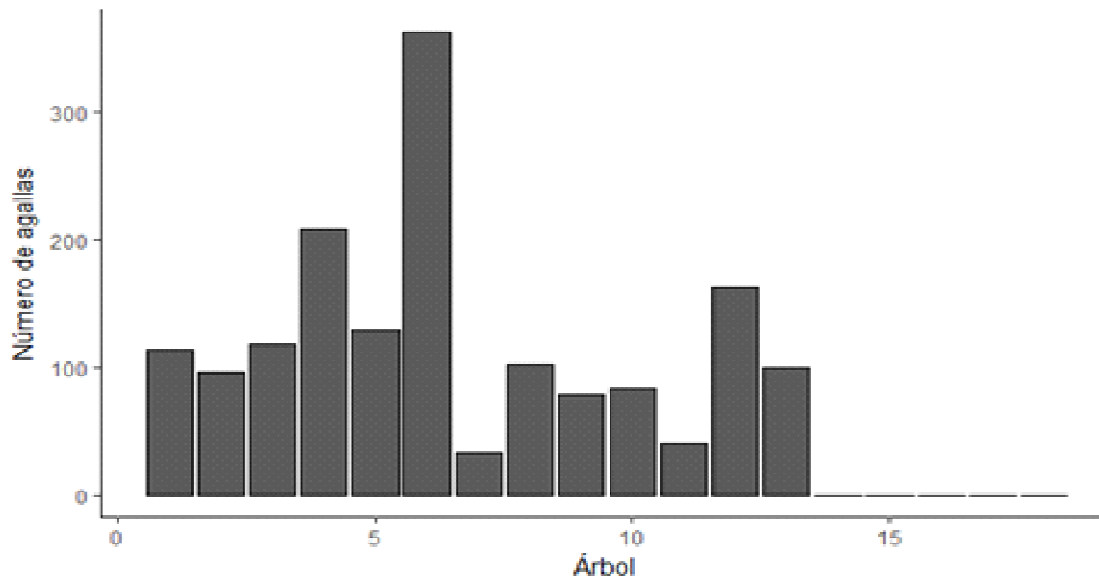


Figura 1. Número de agallas de *Trichoermes magna* (Hemiptera: Triozidae) en cada árbol de *Pseudolmedia spuria*.



Figura 2. Morfología de las agallas de *Trichoermes magna* (Hemiptera: Triozidae) en la planta *Pseudolmedia spuria*.

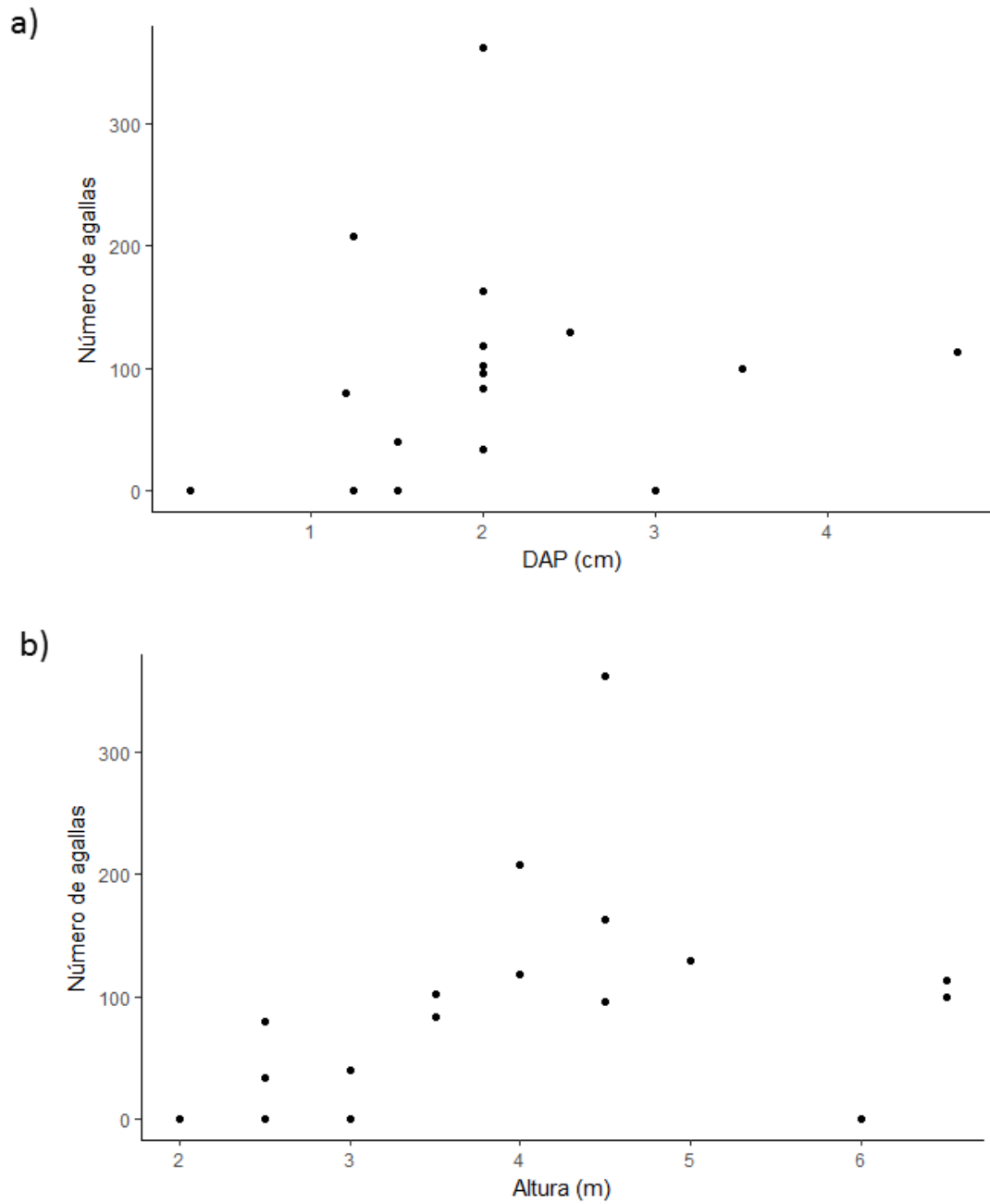
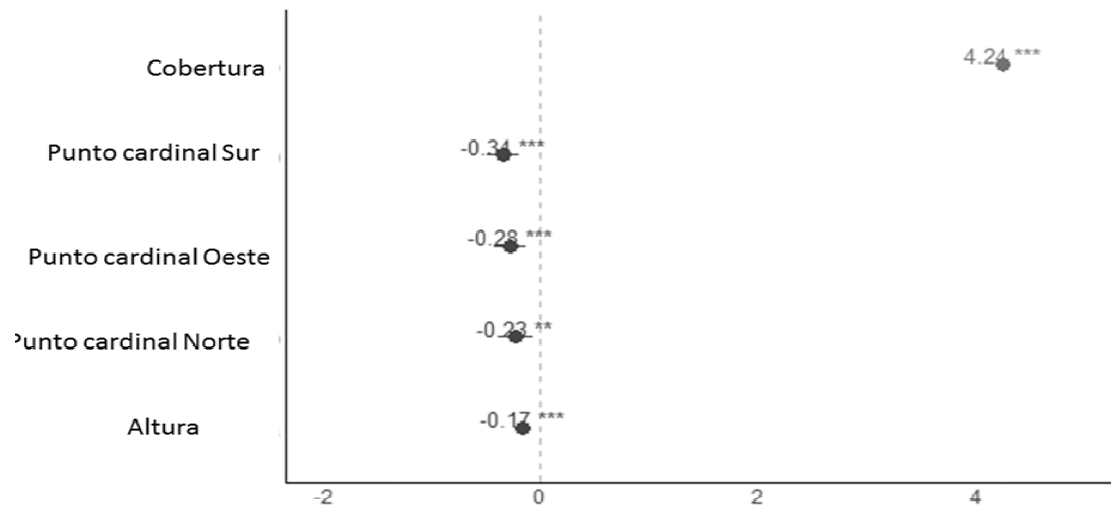


Figura 3. Efectos en el número de agallas de *Trichoermes magna* (Hemiptera: Triozidae) según las características del árbol *Pseudolmedia spuria* consideradas, a) DAP (cm), b) Altura (m).

Figura 4. Efectos observados en el modelo lineal generalizado para cada una de las



variables y sus niveles. Los asteriscos indican si los coeficientes son significativos y el orden de magnitud del estadístico p. * 10^{-1} , ** 10^{-2} y *** menor o igual a 10^{-3} .

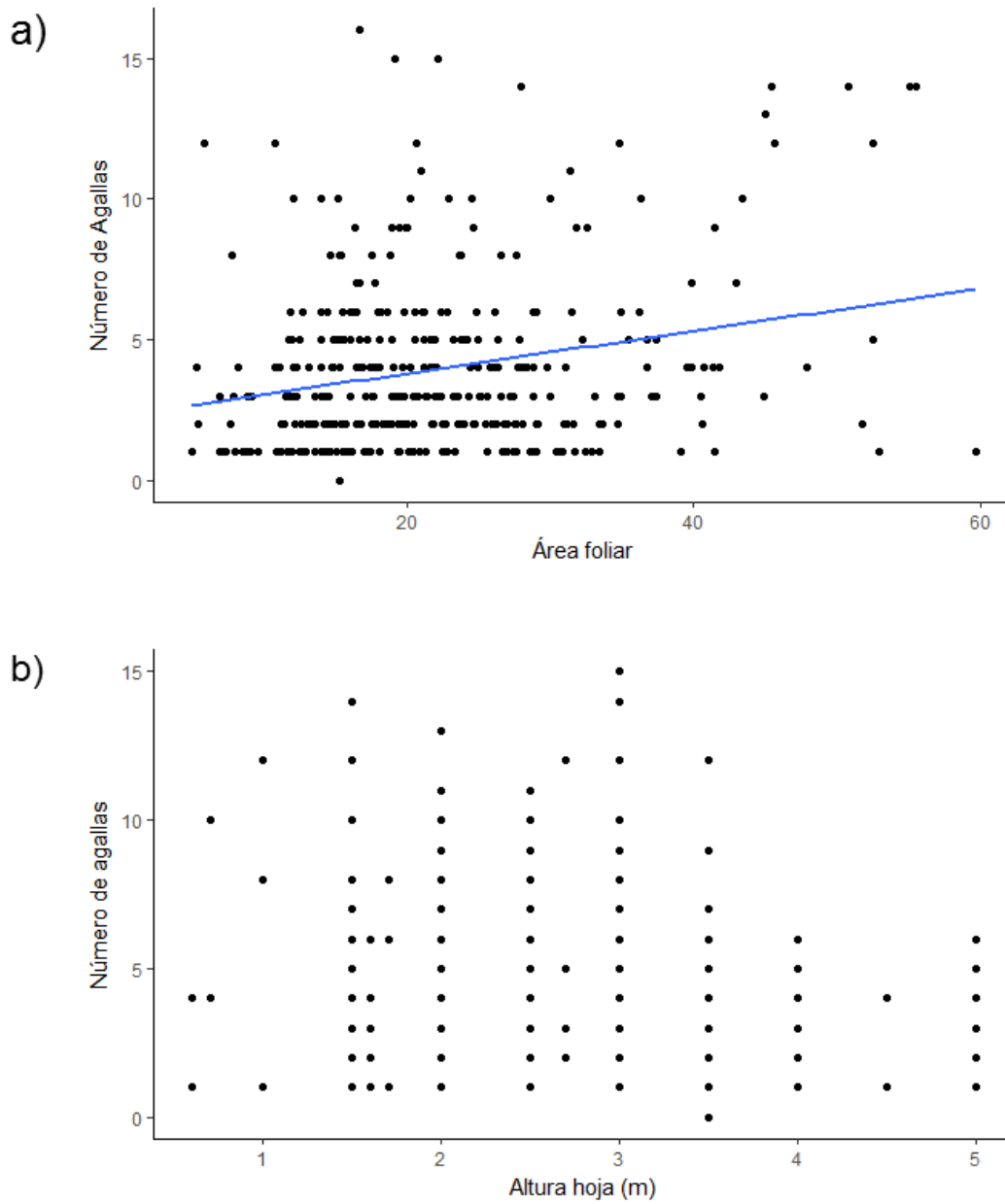


Figura 5. Cantidad de agallas de *Trichoermes magna* (Hemiptera: Triozidae) por hoja según su (a) área foliar y (b) altura en el árbol *Pseudolmedia spuria*.

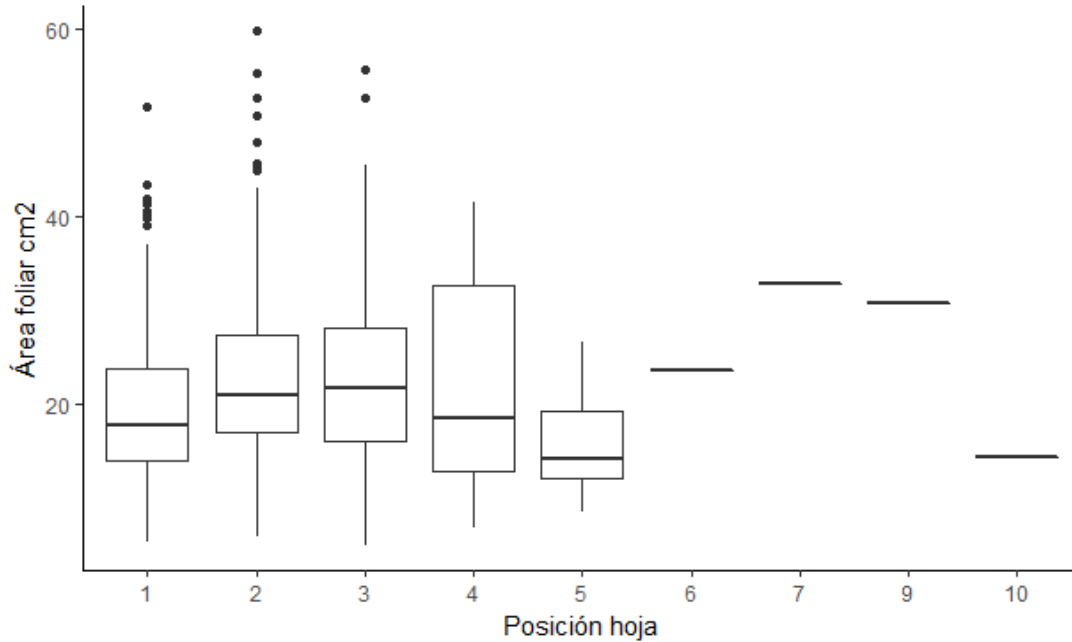


Figura 6. Área foliar según la posición de la hoja de *P. spuria* por hoja. En el gráfico los puntos corresponden a valores extremos, la línea presente en el centro de las cajas corresponde a la mediana, los límites de las cajas a los cuartiles y los corchetes representan la distribución de valores.

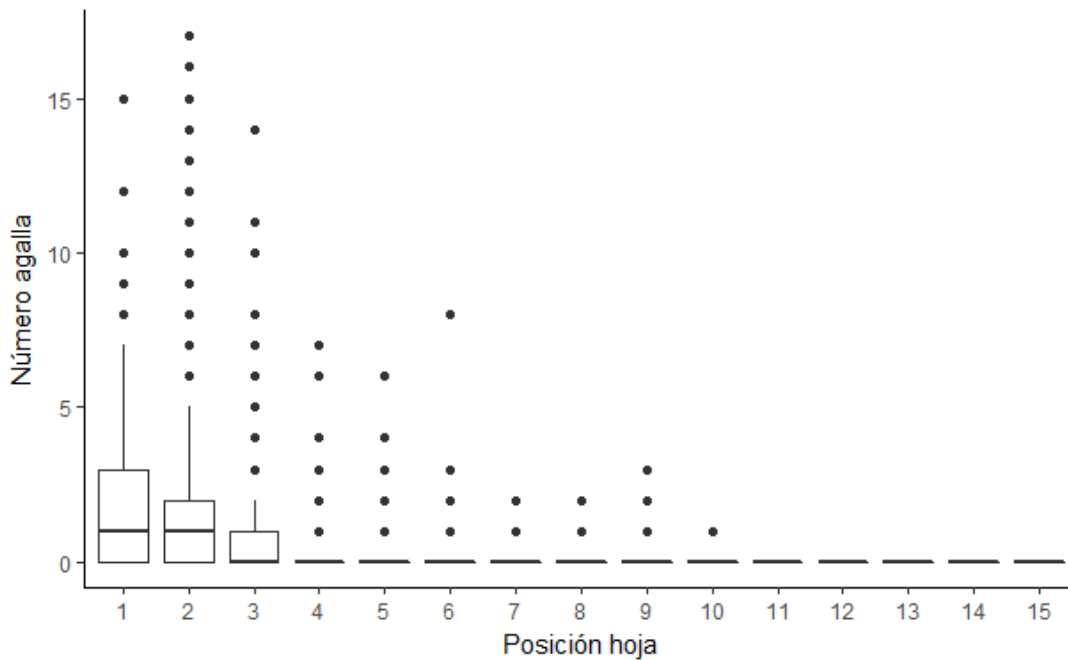


Figura 7. Distribución del número de agallas de *Trichoermes magna* (Hemiptera: Trioizidae) por cada hoja en la planta *Pseudolmedia spuria* según su posición en las distintas ramas muestreadas en los árboles. En el gráfico los puntos corresponden a valores extremos, la línea presente en el centro de las cajas corresponde a la mediana, los límites de las cajas a los cuartiles y los corchetes representan la distribución de valores.

Densidad de madrigueras de cangrejos violinistas, una perspectiva de sustrato

Carolina Sheridan-Rodríguez

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

Se observó la cantidad de madrigueras de *Uca pugilator*, presentes en las playas entre marea, de la boca del Río Rincón, cuantificando la inclinación del sustrato y el porcentaje de cada tipo de sustrato (roca, arena y limo), junto con la cercanía al agua. Se encontraron diferencias entre la cantidad de madrigueras asociadas a los cambios en las otras variables. Se exploraron los efectos de la textura e inclinación del sustrato y la distancia de marea con un modelo lineal generalizado mixto, usando el paquete lme4 en lenguaje de programación R, para cuantificar la influencia de los efectos. El efecto de las variables explica más sobre la distribución de la varianza de la cantidad de madrigueras, que la aleatoriedad en el juego de datos. Observando tendencias de aumento y disminución de la variable respuesta ante las diferencias en textura, inclinación y distancia de la marea, así como entre los sitios.

Palabras clave: *Uca*, *Leptuca*, agregaciones, estuarios, Península de Osa, Río Rincón, Golfo Dulce

Los cangrejos de la familia Ocypodidae conforman un grupo de organismos intermareales encontrados tanto en zonas tropicales, como subtropicales y templadas, con un moderado grado de adaptaciones que les permiten el hábito semi-terrestre. Los miembros pertenecientes a la subfamilia Gelasiminae Miers, 1886, se conocen como cangrejos violinistas, debido al alto grado de dimorfismo sexual, en el que los machos desarrollan un quelípodo agrandado (Crane 1975).

Los que se agrupan como el género *Leptuca* Bott, 1973, se encuentran específicamente en las costas atlánticas y pacíficas del continente americano (Shih *et al.* 2016, Crane 1975, Davie *et al.* 2015), donde generalmente habitan playas arenosas y limosas, bosques de manglar, pantanos y marismas (Lim & Diong 2003). Son abundantes en estos ambientes y construyen madrigueras de las que salen en marea baja a alimentarse, sin dejar de utilizarlas como refugio ante depredación (Jones 1984, Montague 1980).

Aparte de protección, es evidente que son un espacio controlado de humedad y temperatura que podría mantener necesidades tanto fisiológicas como reproductivas frente a estrés ambiental (Crane 1975, Hyatt & Salmon 1977, Young & Ambrose 1978, Ringold 1979, Genoni 1991). Algunas especies construyen dos tipos morfológicos de madrigueras, caracterizadas por la profundidad, la cantidad de cámaras y los ángulos de inclinación con que son construidas, unas para reproducción y crianza y otras que no cumplen dichas funciones (Christy 1982).

Estas construcciones son usuales en los sedimentos de donde los cangrejos extraen alimento (Miller 1961, Christy & Salmon 1984, Macintosh 1988, Yamaguchi *et al.* 2005), y según Ringold (1978), los patrones de abundancia y distribución a nivel local de los cangrejos violinistas, pueden ser interpretados parsimoniosamente como una respuesta pasiva a las condiciones de dureza del sustrato que habitan, destacando la habilidad de las distintas especies para excavar y construir las madrigueras.

Para estos crustáceos tanto la construcción de madrigueras como la alimentación, están asociadas a la manera en la que procesan las partículas de sedimento con sus quelípedos y las llevan a sus apéndices bucales (Miller 1961, Ono 1965, Icely & Jones 1978, Yamaguchi 2000), por lo que se considera que la cualidad que presentan estos organismos para manipular y clasificar los diferentes tamaños de partículas, puede modular la distribución ecológica a la se pueden extender (Miller 1961, Crane 1975, Aspey 1978, Icely & Jones 1978, Dye & Lasiak 1987, Costa & Negreiros-Fransozo 2001, Takeda et al. 2004, Bezerra *et al.* 2006).

Es por eso que se ha intentado cuantificar la distribución y abundancia de los cangrejos por la presencia de madrigueras en ambientes estuarinos (Bertness & Miller 1984), aunque sin tomar en cuenta la inclinación propia del sustrato ni la textura del mismo. Entonces el objetivo de esta investigación es estimar si existe un efecto de la distancia a la línea de marea baja y la textura e inclinación del sustrato, sobre la cantidad de madrigueras de los cangrejos violinistas por área, presentes en la zona estuarina del Río Rincón.

Materiales y métodos

Sitio de estudio –El Río Rincón, junto con otros ríos de la península, se caracteriza por aportar grandes cantidades de aguas fluviales en la parte interna del Golfo Dulce, con bosques de manglar extensos asociados a su desembocadura, aportando diversos hábitats y tipos de sedimento que cubren el cauce del río hasta el mar.

Especie de estudio – Se realizaron las observaciones en sustratos con madrigueras del cangrejo *Leptuca limicola* (Crane, 1941), que forma parte de un género de cangrejos violinistas caracterizado por tener un rostro amplio entre los pedúnculos oculares en comparación con otros Ocipódidos, distribuidos a lo largo de las costas tropicales americanas tanto en el pacífico como en el caribe (Crane 1975, Johnson 2003)

Muestreo – Se muestrearon cinco sitios desde el puente del río hacia la boca del estero, en cada sitio se hicieron 6 transectos separados por 1 m entre sí, donde se colocaron tres cuadrículas por transecto, separadas por 1 m entre sí, desde la línea de marea baja, estableciendo el nivel bajo a los 0 m, medio a 1 m y el alto a los 2 m. En dichas cuadrículas de 50 cm x 50 cm se midió la inclinación con un clinómetro análogo, y en su interior en la subdivisión de 36 subcuadrículas a modo de tablero de ajedrez, se contabilizaron sólo 18 cuadrículas. En cada una de estas últimas se cuantificó el porcentaje de cobertura del tipo de sustrato, ya fuera este rocoso, arenoso o limoso, hasta un mínimo de 10% y se contabilizaron en cada una la cantidad de agujeros de madrigueras de *L. limicola*.

Análisis estadístico –Para caracterizar la cantidad de madrigueras se hizo un ANOVA para probar diferencias entre sitios, la inclinación y en porcentajes de roca, arena y limo y una prueba de TukeyHSD para identificar esas diferencias.

Además se realizó el análisis estadístico utilizando R (R Core Team 2017) y el paquete lme4 (Bates *et al.* 2012), para ejecutar un análisis lineal generalizado de efectos mixtos, incluyendo como la variable dependiente, un conteo de cantidad de madrigueras en función de porcentaje de arena y limo, inclinación y sitio como variables fijas, utilizando como pendiente aleatoria la cuadrícula anidada en el transecto. Tomando en cuenta que la variable respuesta es un conteo con gran cantidad de ceros. Se realizó una Chi cuadrado de bondad de ajuste de la variable respuesta a una distribución binomial negativa o geométrica, ajustada con un valor de $\theta=1$ y se escogió esta distribución para ajustar el modelo.

Los valores de porcentaje de sustrato se centraron y escalaron para ajustar el modelo, se les aplicó una prueba de no correlación de spearman, no se encontraron evidencias gráficas de incumplimiento de homocedasticidad, ni de normalidad de los residuales y se probó el modelo contra un modelo nulo a través de una prueba de Chi cuadrado para probar la diferencia entre los efectos del modelo y el efecto de la aleatoriedad sobre la variable respuesta.

Resultados

En general se encontraron en promedio 2 ± 4 madrigueras por cada 10×10 cm. La distribución de frecuencias de la cantidad de madrigueras se ajusta a una distribución binomial negativa con $\theta=1$ ($\chi^2=496$, g.l. = 480, $p = 0.2973$). Hay diferencias de cantidad de madrigueras entre los sitios ($F=95.54$, g.l.:4/1618 , $p<0.001$). También hay diferencias según el nivel de marea en que se realizó la observación ($F=13.46$, g.l.:1/1618 , $p<0.001$), mostrando menor abundancia de madrigueras en nivel bajo ($p<0.01$) que en nivel medio y alto, siendo el último nivel el que presenta mayor cantidad de madrigueras ($p<0.05$).

La cantidad de madrigueras es diferente para cada inclinación ($F=34.85$, g.l.:4/1618 , $p<0.001$), con menor abundancia de madrigueras en sustratos menos inclinados de 0° - 5° comparado con observaciones mayor inclinación 10° - 20° ($p<0.05$).La inclinación entre los sitios es diferente ($F=96.16$, g.l.:4/3 , $p<0.001$), el sitio uno es significativamente más inclinado que el resto ($p<0.001$), el sitio dos ($p<0.05$) y tres ($p<0.001$) tienen menor inclinación que el cinco.

Hay diferencias en la cantidad de madrigueras entre los sustratos ($F=36.38$, g.l.:9/39 , $p<0.001$), con preferencias por los sustratos blandos ($p<0.01$)(Fig. 1). Los porcentajes de sustrato (Fig. 2), todos los sitios difieren en porcentaje de roca ($F=1300$, g.l.:4 , $p<0.001$) excepto el sitio dos del cinco ($p>0.05$), mostrando el sitio tres como el que presenta el mayor porcentaje de roca. Los sitios difieren en el porcentaje de arena ($F=95.41$, g.l.:4 , $p<0.001$), excepto el sitio tres del cinco ($p>0.05$), siendo el sitio dos, el que presenta mayor porcentaje de arena ($p<0.01$), en el caso del limo, todos los sitios presentan diferente porcentaje ($F=967.6$, g.l.:4 , $p<0.001$), siendo mayor el porcentaje de limo en el sitio cuatro ($p<0.01$). Los valores de porcentaje de tipo de suelo están correlacionados roca y arena $\rho -0.13$; $p <0.001$, roca y limo $\rho -0.86$, $p <0.001$; limo y arena $\rho -0.39$, $p <0.001$), por lo que se tomó en cuenta para el modelo solo los porcentajes de arena y limo.

La diferencia dada entre el modelo nulo y el modelo escogido ($\chi^2=678.61$, g.l.:9, $p<0.001$) refiere a que el modelo planteado explica mejor la variabilidad de la respuesta que la estocasticidad, es decir, la variabilidad de la cantidad de madrigueras se explica mejor por el modelo que por la aleatoriedad del juego de datos. Los coeficientes de las variables aleatorias del modelo escogido para representar los datos (AIC= 6011) se pueden observar en la Cuadro 1, estos explican la variación individual de cada observación sobre el valor de los coeficientes de los valores fijos que se pueden observar en la Cuadro 2, estos últimos explican la variación de la variable respuesta de la siguiente manera: el intercepto representa al modelo en el valor cero de las variables cuantitativas y el primer valor alfabético de cada una de las variables cualitativas, en la columna de los coeficientes estimados se muestra la magnitud de la pendiente de variación de la respuesta con respecto a la variación en cada efecto fijo, un aumento en este coeficiente, responde a aumentos en la cantidad de madrigueras.

Por lo tanto a al aumentar la inclinación y el porcentaje de arena y limo, aumenta la cantidad de madrigueras ($p<0.01$), para las variables categóricas el modelo compara el

primer valor alfabético con las demás respuestas, que para el sitio sería el sitio cinco, entonces con respecto al sitio cinco en el sitio cuatro aumenta la cantidad de madrigueras ($p < 0.01$), en el sitio tres se muestra una disminución en la cantidad de madrigueras ($p < 0.01$) y finalmente aumenta pero en menor magnitud en el sitio dos ($p < 0.01$) y el uno ($p < 0.05$).

El nivel tomado en cuenta en el intercepto es el nivel alto, con respecto a este, la disminución de la cantidad de madrigueras en el nivel medio, no es significativa, mientras que en el nivel bajo si ($p < 0.01$).

Discusión

Tomando en cuenta la dimensión de la escala en la que habitan estos cangrejos, en un principio se planteó que la inclinación podría tener algún efecto sobre la cantidad de madrigueras que construyen, ya se ha abordado la inclinación desde otras perspectivas estableciendo relaciones entre su profundidad y su ángulo con respecto al suelo (Christy 1982, Lim & Diong 2003, Iribarne *et al.* 1997), dejando de lado la inclinación del suelo en sí.

Efectivamente en el modelo que se presenta se interpreta que un aumento en la inclinación tiene un efecto positivo en la cantidad de madrigueras, dado que se ha comentado en otras investigaciones sobre el tema, que los ángulos de construcción de las madrigueras pueden ser una respuesta adaptativa que muestra diferencias entre los sexos de los adultos reproductivos e incluso entre tamaños del caparazón (Christy 1982), se denota que además las diferencias estructurales entre madrigueras temporales y las reproductivas, sugieren que otros aspectos de su arquitectura pueden estar asociados y variar de acuerdo a su función, dado que las madrigueras temporales son simplemente un hoyo, que sirve a modo de refugio ante depredadores y condiciones ambientales difíciles, mientras que las reproductivas son más complejas al presentar cámaras y diferentes ángulos de inclinación con respecto al sustrato (Christy 1982). En otros casos se menciona que puede estar ligado a otros factores como respuesta a la temperatura y protección contra la radiación lumínica (Christy 1982, Iribarne *et al.* 1997; Lim & Diong, 2003).

Christy en 1982 comentó que la relación entre la inclinación y el grado de cohesión entre las partículas del sustrato cuando los cangrejos violinistas lo usan a modo de tapón para la entrada de sus madrigueras, influye en que estas sean menos propensas ante otros cangrejos que intenten ocupar la madriguera de manera forzosa. Contando con la idea de que los sustratos más limosos podrían ser más cohesivos (Grabowski *et al.* 2011), se apoya con los resultados, que se van a presentar más madrigueras en este tipo de sustratos, que concuerda con la asociación que se ha establecido en otras publicaciones a sustratos blandos de donde los cangrejos extraen alimento especialmente de sustratos limosos y arenosos (Miller 1961, Christy & Salmon 1984, Macintosh 1988).

Y además el aumento de la cantidad de madrigueras en sustratos arenosos y en el sitio dos donde hay mayores porcentajes de arena, coincide al graficar los conteos realizados, mostrando la distribución de frecuencias de las combinaciones de sustratos (Fig. 1a), que concuerda con lo previamente mencionado, que aunque haya una distribución de cuadrículas contabilizadas que se extiende a sitios más rocosos, las mayores densidades de madrigueras contabilizadas se concentran en los sustratos mas arenosos y limosos (Fig. 1b). Concordando también con que estos cangrejos utilizan sedimentos como la arena para construir estructuras a forma de montículo alrededor de sus madrigueras en estados reproductivos (Christy 1982, Yamaguchi *et al.* 2005).

Para ejemplificar la situación que sucede en el sitio tres, donde predomina el sustrato rocoso y se ve una disminución fuerte en la cantidad de madrigueras se puede argumentar por medio de observación personal que aunque se haya descrito el comportamiento de construcción de madrigueras, para conservar ciertas características necesarias para la sobrevivencia de estos cangrejos como humedad, temperatura y refugio (Crane 1975, Hyatt & Salmon 1977, Young & Ambrose 1978, Ringold 1979, Genoni 1991), la presencia de estos cangrejos igual se notaba, lo que puede estar dado por los intersticios de las rocas y las rocas de mayor tamaño (> 60mm) que fungen a modo de refugio.

En el sitio con porcentajes de sustrato más diferentes al tres, que sería el sitio cuatro, predominaban los sustratos blandos dominados por juveniles en densidades muy altas, lo que se relaciona con que en ese estadio la alimentación es el factor más importante, y los individuos ocupan menos espacio y son menos territoriales, como ya se ha observado en otras especies del mismo género (Yamaguchi & Tabata. 2004).

Para el sitio uno con una mayor inclinación, y un efecto positivo del sitio sobre la cantidad de madrigueras, se enfatiza la idea de Christy en 1982 de que el tamaño de la madriguera está asociado con el tamaño del caparazón y en el sitio uno se encontraban los cangrejos que no estaban reproductivos todavía, según observaciones realizadas por la investigadora, mientras que los machos de caparazón más grande y más territoriales se observaron en el sitio cinco, que correspondiendo con los resultados del modelo en el sitio cinco se reduciría la densidad de madrigueras por área.

Según las observaciones realizadas en esta investigación, los sustratos blandos observados, eran dominados por juveniles como es el caso del sitio cuatro, que en ese estadio la alimentación es el factor más importante, ocupan menos espacio y son menos territoriales, como se ha observado en otras especies del mismo género (Yamaguchi & Tabata. 2004)

El modelo también toma en cuenta la distancia con respecto al agua, y se ha publicado antes para otras especies del género, que la mayoría de madrigueras se pueden encontrar en las zonas supramareales con menor exposición al agua, en el caso de los individuos reproductivos por que las hembras pueden perder huevos cuando ovipositan en zonas con más agua o arena saturada (Christy 1979, 1980) y en general las madrigueras son más cortas en ambientes más anóxicos (Christy 1982, Lim & Diong 2003), lo que responde en el modelo como una disminución de la variable respuesta con el nivel alto con respecto al nivel bajo, considerando que si la madriguera se encuentra más lejos de la línea de marea, el período en el que el animal está en activo y puede retornar a su madriguera es más largo (Christy 1982).

Cabe recalcar que aunque se ha estimado la abundancia de individuos (Bertness & Miller 1984) por medio de la presencia de las madrigueras, debido a observaciones personales, la construcción de madrigueras puede responder más a un uso de refugios, que a la abundancia de los cangrejos mismos, y que los cangrejos pueden obtener también de las rocas, en ausencia de sustratos blandos que ellos pueden manipular. Se considera que queda espacio de profundización en los factores que pueden afectar la cantidad de madrigueras que se construyen, asociados a gradientes de salinidad y estados reproductivos ya que la cercanía con el mar puede tener efectos dado que en los sitios más cercanos al mar estaban los cangrejos reproductivos aunque no se tiene la información necesaria para concluir al respecto en esta investigación.

Agradecimientos

Se le agradece a Rita Vargas Castillo por la ayuda con la identificación de los especímenes. A Gilbert Barrantes, Eduardo Chacón Madrigal, Mario Espinoza Mendiola y Juan Ignacio Abarca Odio, por su tiempo y ayuda con el análisis.

Bibliografía

- Aspey, W. P. 1978. Fiddler crab behavioral ecology: burrow density in *Uca pugnax* (Smith) and *Uca pugilator* (Bosc) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 34: 235-244.
- Bates, D. M., Maechler, M., & Bolker, B. 2012. lme4: Linear mixed-effect models using Eigen and Eigenfaces. R package version 0.999999-0.
- Bertness, M. D., & T. Miller. 1984. The distribution and dynamics of *Uca pugnax* (Smith) burrows in a New England salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 83: 211-237.
- Bezerra, L. E. A., C. B. Dias, G. X. Santana & H. Matthews-Cascon 2006. Spatial distribution of fiddler crabs (genus *Uca*) in a tropical mangrove of northeast Brazil. *Scientia Marina* 70: 759-766.
- Christy, J. H. 1979. Resource-defense polygyny in the sand fiddler crab, *Uca pugilator*. *American Zoologist* 19: 933.
- Christy, J. H. 1980. The mating system of the sand fiddler crab, *Uca pugilator*. Ph.D., Cornell University
- Christy, J. H. & M. Salmon. 1984. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (genus *Uca*). *Biological Reviews* 59: 483-509.
- Christy, J. H. 1982. Burrow structure and use in the sand fiddler crab, *Uca pugilator* (Bosc). *Animal Behaviour* 30: 687-694.
- Costa, T. M., & M. L. Negreiros-Fransozo. 2001. Morphological adaptation of the second maxilliped in semiterrestrial crabs of the genus *Uca* Leach, 1814 (Decapoda, Ocypodidae) from a subtropical Brazilian mangrove. *Nauplius* 9: 123-131.
- Crane, J. 1975. *Fiddler Crabs of the World (Ocypodidae: Genus Uca)*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, xxiii + 736 pp.
- Davie P. J. F. , Guinot D. & P.K.L. Ng. 2015. Systematics and classification of Brachyura. *Treatise on Zoology—Anatomy, Taxonomy, Biology—The Crustacea, complementary to the volumes translated from the French of the Traité de Zoologie 9(C)(I), Decapoda: Brachyura (Part 1)*, Brill, Leiden: 1049–1130.
- Dye, A. H., & T. A. Lasiak. 1987. Assimilation efficiencies of fiddler crabs and deposit-feeding gastropods from tropical mangrove sediments. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 87(2): 341-344.
- Grabowski, R. C., Droppo, I. G., & G. Wharton. 2011. Erodibility of cohesive sediment: the importance of sediment properties. *Earth-Science Reviews* 105: 101-120.
- Genoni, G. P. 1991. Increased burrowing by fiddler crabs *Uca rapax* (Smith) (Decapoda: Ocypodidae) in response to low food supply. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 147: 267-285.
- Hamilton, N. 2016. ggtern: An Extension to 'ggplot2', for the Creation of Ternary Diagrams. R package version 2.1.5. <https://CRAN.R-project.org/package=ggtern>

- Howarth, R.W. & J.E. Hobbie. 1982. The Regulation of decomposition and heterotrophic microbial activity in salt marsh soils: a review. In: V.S. Kennedy (ed.), Estuarine comparisons, Academic Press, New York.
- Hyatt, G. W. & M. Salmon. 1977. Combat in the fiddler crabs *Uca pugilator* and *Uca pugnax*: a quantitative analysis. *Behaviour* 65: 182-211.
- Icely, J. D., & D. A. Jones. 1978. Factors affecting the distribution of the genus *Uca* (Crustacea: Ocypodidae) on an East African shore. *Estuarine and Coastal Marine Science* 6: 315-325.
- Johnson, P. T. 2003. Biased sex ratios in fiddler crabs (Brachyura, Ocypodidae): a review and evaluation of the influence of sampling method, size class, and sex-specific mortality. *Crustaceana* 76: 559-580.
- Jones, D. A. 1984. Crabs of the mangal ecosystem, In: Hidrobiologia of the Mangal. F. Por Dov, I. Dor, (Eds.). Dr. W. Junk Publishers Boston.
- Iribarne, O., Bortolus, A., & F. Botto. 1997. Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. *Marine Ecology Progress Series* 37-145.
- Krebs, C. T., & I. Valiela. 1978. Effect of experimentally applied chlorinated hydrocarbons on the biomass of the fiddler crab, *Uca pugnax* (Smith). *Estuarine and Coastal Marine Science* 6: 375-386.
- Lim, S. S., & C. H. Diong. 2003. Burrow-morphological characters of the fiddler crab, *Uca annulipes* (H. Milne Edwards, 1837) and ecological correlates in a lagoonal beach on Pulau Hantu, Singapore. *Crustaceana* 76: 1055-1069.
- Macintosh, D. J. 1988. The ecology and physiology of decapods of mangrove swamps. *Symposium of the Zoological Society of London* 59: 315-341.
- Miller, D. C. 1961. The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica* 46: 89-101.
- Miller, D. C. 1961. The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica: Scientific Contributions of the New York Zoological Society* 46: 89-101.
- Montague, C. L. 1980. A natural history of temperate western Atlantic fiddler crabs (genus *Uca*) with reference to their impact on the salt marsh. *Contributions in Marine Science (USA)*. 23: 25-55
- Montague, C.L. 1982. The influence of fiddler crab burrows on metabolic processes in salt marsh sediments. In: V. S. Kennedy (Ed). *Estuarine Comparisons*, Academic Press, New York.
- Nobbs, M., & K. A. McGuinness. 1999. Developing methods for quantifying the apparent abundance of fiddler crabs (Ocypodidae: *Uca*) in mangrove habitats. *Austral Ecology* 24: 43-49.
- Ono, Y. 1965. On the ecological distribution of ocypodid crabs in the estuary. *Memoirs of the Faculty of Science Kyushu University Series E (Biology)* 4: 1-60.
- R Core Team 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Ringold, P. 1978. Burrowing, root mat density, and the distribution of fiddler crabs in the eastern United States. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 36: 11-21.
- Ringold, P. 1979. Burrowing, root mat density, and the distribution of fiddler crabs in the eastern United States. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 3: 11-21.
- Shih, H. T., Ng, P. K., Davie, P. J., Schubart, C. D., Türkay, M., Naderloo, R., Jones, D. & M. Y. Liu. 2016. Systematics of the family Ocypodidae Rafinesque, 1815 (Crustacea: Brachyura), based on phylogenetic relationships, with a reorganization of subfamily rankings and a review of the taxonomic status of *Uca* Leach, 1814, sensu lato and its subgenera. *Raffles Bulletin of Zoology* 64: 139-175.
- Takeda, S., Poovachiranon, S., & , M. Murai. 2004. Adaptations for feeding on rock surfaces and sandy sediment by the fiddler crabs (Brachyura: Ocypodidae) *Uca tetragonon* (Herbst, 1790) and *Uca vocans* (Linnaeus, 1758). *Hydrobiologia* 528: 87-97.
- Yamaguchi, T., & S. Tabata. 2004. Territory usage and defense of the fiddler crab, *Uca lactea* (De Haan)(Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 77: 1055-1080.
- Yamaguchi, T. 2000. Sexual differences in feeding by the fiddler crab, *Uca lactea* (De Haan). *Crustacean Research* 29: 121-132.
- Yamaguchi, T., Y. Henmi & S. Tabata, 2005. Hood building and territory usage in t crab, *Uca lactea* (De Haan, 1835). *Crustaceana* 78: 1117-1141.
- Young, D. Y. & H. W. Ambrose. 1978. Underwater orientation in the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Biological Bulletin Woods Hole* 155: 246-25.

Cuadros y Figuras

Cuadro 1. Coeficientes estimados por el modelo para las variables aleatorias.

| Efecto | Varianza | Desviación estándar |
|--------------------------------|----------|---------------------|
| Cuadrícula dentro de transecto | 2.36E-10 | 1.54E-05 |
| Transecto | 2.30E-02 | 1.50E-01 |

Cuadro 2. Coeficientes estimados por el modelo para las variables fijas.

| | coeficiente estimado | Valor z | p |
|--------------|-------------------------|---------|--------|
| Intercepto | 0.394135 | 3.631 | < 0.01 |
| inclinacion | 0.042694 | 5.352 | < 0.01 |
| Arena | 0.314931 | 6.291 | < 0.01 |
| Limo | 0.459557 | 5.462 | < 0.01 |
| sitio cuatro | 0.776084 | 6.365 | < 0.01 |
| sitio dos | 0.334067 | 3.181 | < 0.01 |
| sitio tres | -0.790797 | -4.136 | < 0.01 |
| sitio uno | 0.284484 | 2.468 | < 0.05 |
| nivel bajo | -0.404343 | -4.965 | < 0.01 |
| nivel medio | -0.122609 | -1.562 | 0.12 |

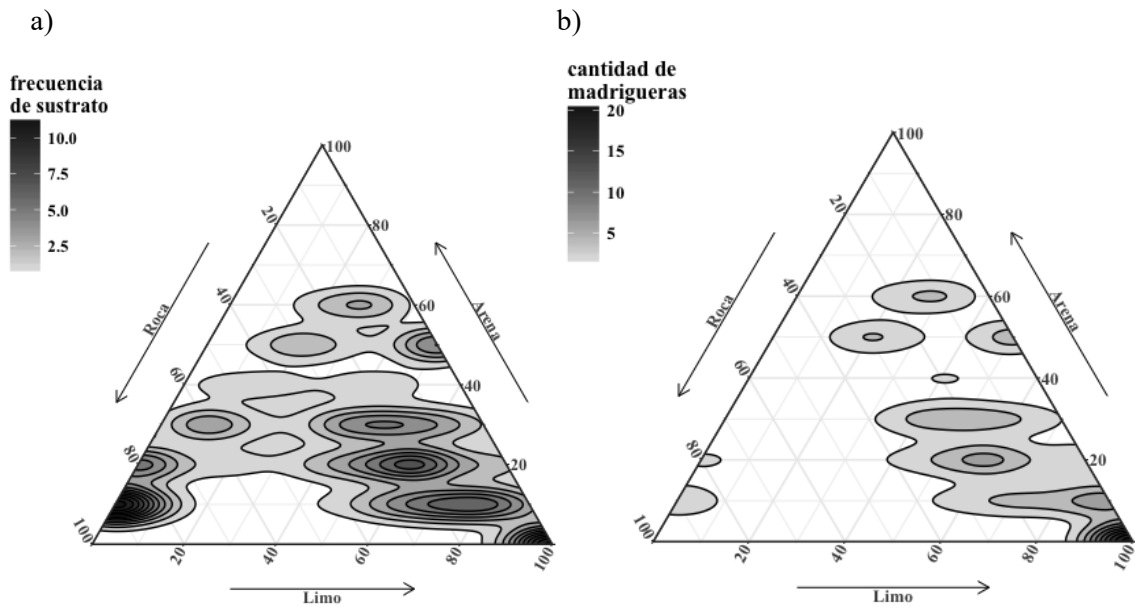


Figura 1: gráficos ternarios de porcentaje de sustrato acompañados de capas de densidad de : a) frecuencia de los porcentajes de sustrato encontrados, b) cantidad de madrigueras encontradas.

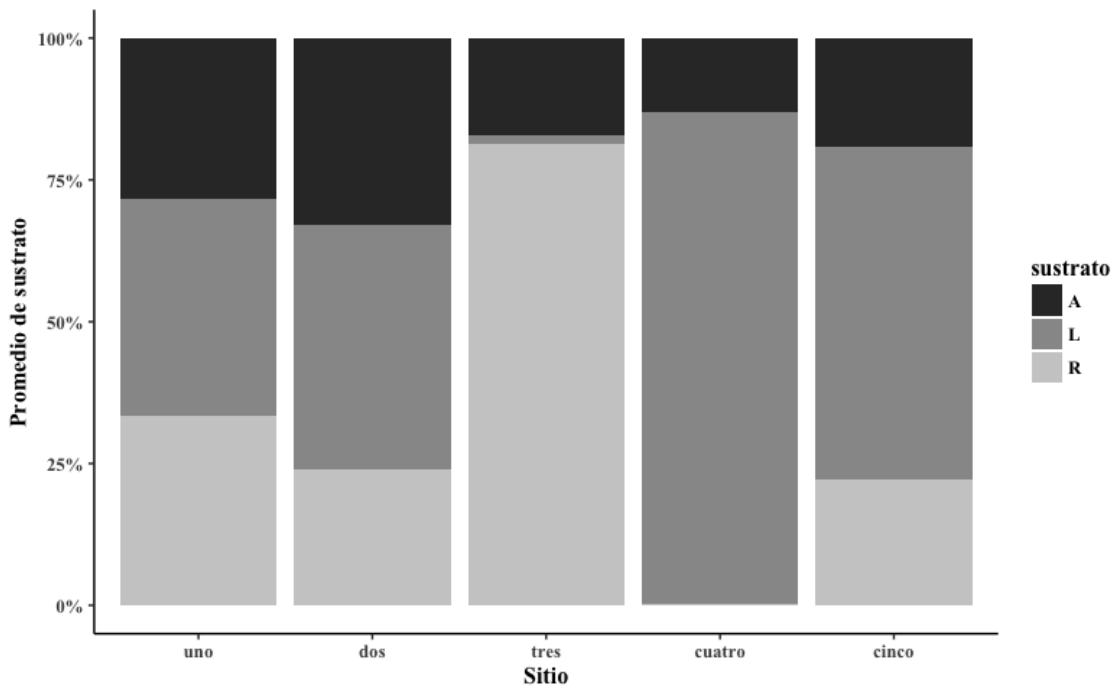


Figura 2. Porcentajes de sustrato en promedio para cada sitio.

Efecto del ángulo de inclinación en las características de la tela de araña en dos especies de *Leucauge White 1841* (Tetragnathidae)

Alejandra Vargas-Gamboa

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

Las telas orbiculares presenta ciertas características que el dan ventaja a las arañas para poder sobrevivir y adaptarse al ambiente. Esa plasticidad de adaptar la estructura de la tela orbicular, hace que existan muchas diferencias en la morfología de tela entre especies y entre individuos de la misma especie. Una de esas variaciones es la inclinación de la tela respecto al eje horizontal del suelo, es decir, existen telas horizontales, verticales o intermedias. Se midió el ángulo de inclinación de la tela de *L. argyra* y *L. sp2*, en una plantación de palma y características de la tela orbicular como el área de captura, la cantidad de radios, la cantidad de vueltas de espiral y la asimetría. Se encontró que un mayor grado de inclinación en las telas de *L. sp2* está relacionado con área de captura menores, además se encontró que entre más vertical sea la tela mayor es la asimetría de la misma, es decir, la parte superior al meollo es de menor tamaño respecto a la parte inferior. Este patrón de asimetría se ha visto en otras especies, y se cree que está relacionado a un efecto de la gravedad sumado a otros factores del entorno.

Palabras clave: plasticidad fenotípica, tela orbicular, *Leucauge argyra*, asimetría.

Una tela de tipo orbicular presenta una espiral que permite detener el movimiento de la presa y a su vez retenerla, hasta que la araña la inmovilice, ya sea por medio de su veneno o cubriendo a la presa con seda (Eberhard 1990). La estructura de este tipo de tela puede dividirse en ciertas partes como: el área de captura que está delimitada por los radios y el espiral pegajoso, el área libre donde no hay espiral pegajoso y un meollo donde hay hilos circulares pero sin goma, además de los puntos de anclaje de la tela al sustrato (Hesselberg 2010). Cada una de estas secciones de la tela tiene función (Zschokke 1999), por ejemplo solo el espiral del área de captura tiene goma, lo que hace que esta zona se encargue de retener a las presas (Eberhard 1986).

Gran cantidad de especies construyen este tipo de tela (Heiling & Herberstein 2000), ya que representan una gran ventaja adaptativa (Agnarsson *et al.* 2013) debido a que su diseño resulta muy eficiente en la mayoría de los ambientes en donde es expresado (Eberhard & Barrantes 2015). En la mayoría de las arañas en las que se ha observado el proceso de construcción de la tela, se mantiene cierto orden en los pasos, desde la colocación de los puntos de anclaje y los radios hasta el espiral pegajoso (Eberhard & Barrantes 2015). Sin embargo, el éxito de este tipo de tela radica en la gran plasticidad que tiene el diseño ante las diferentes condiciones que se presenten durante su elaboración (Eberhard & Hesselberg 2012). Esas condiciones varían desde el espacio que tenga a disponibilidad la araña para construir o la vegetación del lugar, hasta características propias del individuo como la cantidad de seda que tenga en el momento de iniciar la construcción así como el tamaño de la araña en sí (Barrantes & Eberhard 2012).

Entre las características que se han medido en diferentes telas orbiculares, unas de las que más varían son el área de captura (Barrantes & Eberhard 2012) y la proporción de radios y vueltas de espiral (Eberhard 1986). Por ejemplo, en algunas arañas de los géneros *Cyclosa* o *Micrathena* hay una mayor cantidad de radios que de vueltas de espiral, mientras que en otras de los géneros *Mangora* y *Dolichognatha* la relación es inversa (Eberhard 1986). En otros casos, cuando la araña modifica uno de los parámetros

en la construcción de la tela hace que otro varíe, por ejemplo, al aumentar la densidad de vueltas en espiral se generan telas con área de captura menores a las esperadas (Blackledge & Eliason 2007). Otra modificación que se han documentado, es la posición en la que la araña hace la tela, ya que algunas especies la hacen totalmente horizontal, otras de forma vertical e incluso hay especies que pueden tejirla en un rango amplio de inclinación (Herberstein & Heiling 1999, Blamires 2010). Además, se ha reportado que muchas de las telas que están totalmente verticales presenta asimetría, donde la parte superior al meollo es mucho más corto en comparación con la sección inferior (Herberstein & Heiling 1999). Sin embargo, son pocos los estudios que han descrito como esa variación en la inclinación de la tela afecta las otras características de la tela (Eberhard 1989).

El objetivo de este trabajo es determinar si existe un efecto del ángulo de inclinación de la tela en otras características morfológicas de la tela de dos especies de arañas del género *Leucauge*. Se espera que entre mayor sea la inclinación de la tela (más vertical) menor será el área de captura (Nentwig 1983). Mientras que en las telas más verticales se espera que haya mayor cantidad de radios y mayor distancia entre los mismos en la porción superior de la tela (Herberstein & Heiling 1999)

Materiales y métodos

Sitio de estudio.— El muestreo se realizó en una plantación de palma africana (*Elaeis guineensis*) en Rincón de Osa, Puntarenas (8° 41' N, 83°29'W, 45 m.s.n.m), entre el 26 de enero y el 6 de febrero del 2017. Esta región se encuentra en la zona de vida considerada como Bosque muy húmedo Tropical (Holdridge 1987), cuenta con un promedio de 4247 mm y 26 °C de precipitación anual y temperatura, respectivamente (Hernández 2005). Este tipo de plantación se caracteriza por palmas de entre 10 y 15 metros de altura, distanciadas entre sí por aproximadamente 10 metros. Bajo la sombra de las palmas crecen otras plantas como *Carludovica sp.*, *Selaginella sp.*, helechos pequeños y pastos. Esta vegetación, junto con las hojas viejas de las palmas que son cortadas y apiladas, son el principal recurso para que las arañas establezcan el anclaje de las telas.

Especie de estudio.— *Leucauge* es un género de la familia Tetragnathidae, con el abdomen ovalado y con presencia de tricobotrias en el cuarto fémur (Ubick 2005). Las especies de este género construyen telas orbiculares, que pueden estar construidas de forma horizontal o de forma vertical (Barrantes & Eberhard 2012). *Leucauge argyra* se distribuye en zonas bajas y se ha observado asociada a zonas abiertos (Barrantes & Eberhard 2012) (Fig.1A). Las hembras se pueden reconocer por la presencia de un epígino prominente y de forma cónica (Barrantes *et al.* 2013). La otra especie no identificada es de menor tamaño, en comparación con *L. argyra*, y presenta un color rojizo tanto en las patas como en el cefalotórax (Fig. 1B).

Diseño experimental.— Se escogieron aleatoriamente telas de ambas especies que se encontraban entre los 50 cm y los 150 cm de altura. Cuando se encontró una tela, se revisó para determinar si estaba dañada o no y se utilizó sólo si estaba completa. Antes de manipular la tela, se buscó la posición de la araña en la misma y se consideró ese lado como el posterior. Para diferenciar la parte inferior y superior de la tela se usó la dirección hacia donde apuntaba el cefalotórax y se consideró esta como la parte inferior. Posteriormente, se midió el ángulo de la tela colocando un clinómetro marca Brunton con la misma inclinación de la superficie anterior de la tela. Para destacar la tela se les espolvoreó polvo de talco y luego se fotografiaron con una cámara Nikon D5100, colocando una regla junto a la tela como escala. La cámara siempre se colocó frente al lado anterior de la tela de manera perpendicular a la tela. Para tener certeza de usar la

primera tela que construían durante el día, las fotografías se tomaron entre las 7:00 am y las 10:00 am. La araña que estaba en la tela se capturó y se conservó en alcohol etílico al 80 %. Bajo el estereoscopio se observaron todas las arañas, y se descartaron las que no eran hembras en estado adulto. Además, se fotografiaron encima de una placa petri con papel milimétrico para determinar el largo del cefalotórax, el cual se midió desde el pedicelo hasta el centro de la línea de los ojos posteriores (Fig. 2A).

En las fotografías de las telas se midieron las siguientes variables: cantidad de vueltas de espiral en la parte superior, inferior, a la izquierda y a la derecha. También se contó el número de radios totales, en la parte superior y en la parte inferior de la tela. Además, se determinó la asimetría de la tela, midiendo desde el centro del meollo hasta la primera vuelta de espiral en cada una de las cuatro direcciones (izquierda, derecha, superior e inferior) (Fig. 2B). Se determinó el área de captura, el área libre, el área del meollo y el área total (suma de las tres anteriores), como se muestra en la Fig. 2C. Por último se midió el ángulo de tres radios con respecto al adyacente tanto en la parte superior como en la inferior (Fig. 2B). Para diferenciar entre la parte superior e inferior, se trazó una línea guía en la fotografía que atravesara el meollo de un lado al otro, lo mismo se hizo para la lateralidad, se consideró que la izquierda de cada foto correspondía al lado izquierdo de la tela.

Análisis estadístico.— Se utilizaron modelos de mínimos cuadros generalizados (GLS, por sus siglas en inglés), para determinar el efecto del ángulo de inclinación (junto con el área total y el largo del cefalotórax) sobre el área de captura, el área libre y el área del meollo, así como para el número total de radios y el promedio de las vueltas de espiral de las cuatro direcciones. Por otra parte para las variables asimetría de la tela, cantidad de vueltas de espiral según la dirección (inferior, superior, izquierda y derecha), cantidad de radios según la dirección (inferior y superior) y promedio de los ángulos entre radios según la dirección (inferior y superior) se utilizaron en los modelos de efectos mixtos lineales (LME, por sus siglas en inglés) aleatorizado según el individuo. Los análisis se hicieron para cada especie y para ambas en un sólo análisis.

Para definir cuál de los modelos de cada una de las variables respuesta era el mejor, se compararon los valores AIC (Akaike Information Criterion) de todos los modelos realizados (con interacción y sin interacción entre el área total y el largo del cefalotórax y entre estas variables y la especie), se eligió el modelo con el menor valor de AIC (Wagenmakers & Farrell 2004). Los modelos se ajustaron usando el método de máxima verosimilitud restringida (REML, por sus siglas en inglés). Las variables numéricas, con excepción de los ángulos, se transformaron a logaritmo base 10 para eliminar el efecto de las diferencias de escala entre las variables. Todos los análisis se realizaron en el programa R (R Development Core Team 2014) usando la librería *nlme* (Pinheiro *et al.* 2017). Además se graficó la relación entre los residuos de los modelos y el ángulo de inclinación de la tela para las dos especies.

Resultados

Se midieron 23 individuos de *L. argyra* y 50 individuos *L. sp2*. Se observó que las telas de *L. argyra* estaban inclinadas entre 5° y 50°, mientras que las de *L. sp2* pueden alcanzar inclinaciones superiores de 60° e incluso 85° (Fig. 3).

Respecto a las variables morfológicas de la tela, se observó una relación positiva entre el área de captura y el área total en ambas especies, pero sólo se observó un efecto del ángulo de inclinación sobre el área de captura de la tela en *L. sp2* (Cuadro 1 A). En el caso del área del meollo y el área libre, se obtuvo una relación positiva con el área total

en *L. sp2* (Cuadro 1), pero sólo un efecto del ángulo de inclinación de la tela sobre el área libre de las telas de *L. sp2* (Cuadro 1). En cuanto a la cantidad total de radios y de vueltas de espiral de la tela, sólo se obtuvo un efecto debido al área total de la tela en *L. sp2* y no al ángulo de inclinación (Cuadro 1).

Se observó una relación negativa entre la asimetría y la dirección superior en ambas especies, pero positiva en la porción inferior en *L. sp2* y hacía la derecha de la tela en las dos especies (Cuadro 2), es decir, que las telas en la parte superior son menos largas que en la parte inferior. El mismo patrón se observó en la cantidad de vueltas de espiral según la dirección en la tela, es decir, hay más vueltas de espiral hacia la derecha y menos vueltas de espiral en la parte superior de las telas de ambas especies (Cuadro 2). En cuanto al promedio de los ángulos entre radios, son mayores en la parte inferior de las telas de ambas especies (Cuadro 2). Además, en las telas de ambas especies hay mayor cantidad de radios en la parte inferior (Cuadro 2). No se observó ningún efecto del ángulo de inclinación sobre estas cuatro variables respuesta.

Discusión

Según lo observado, las telas que construye *L. argyra* presentan, en promedio, inclinaciones de 25°, aunque algunas telas se encontraron con ángulos de inclinación de hasta 60°, esto parece ser menos común. Esto coincide con lo reportado anteriormente (Levi 1980, Eberhard 2001, Triana-Cambronero *et al.* 2011) donde se menciona que las telas de esta especie se encuentran con cierta horizontalidad. En cambio, *L. sp2* presenta mayor plasticidad de construir su tela con respecto a la inclinación, ya que se encontraron telas desde los 5° hasta los 85° (Fig. 3).

Entre mayor inclinación de la tela de *L. sp2* se encontró un menor área de captura (Cuadro 1). Esto puede deberse a que las telas que son más verticales requieren más ajustes, por lo que el coste energético podría ser mayor (Herberstein & Heiling 1999). Esto se ha observado en algunas especies, donde la tela es muy vertical, por lo que el tamaño y peso de la araña sumado al efecto de la gravedad hacen que durante la construcción, la araña tenga mayor dificultad para desplazarse dentro de la misma. El mismo problema se presenta cuando cae una presa, por lo que tener una gran área de captura en una tela muy vertical podría resultar desventajoso para la araña, por lo que una estrategia para solventar esto sería reducir un poco el área de captura, de forma tal que la araña pueda llevar a los puntos más lejanos del meollo con mayor rapidez (Nentwig 1983).

No se observó cambios en el área del meollo en ambas especies, y esto puede deberse a que esta región de la tela podría estar asociada al tamaño de la araña, ya que las arañas tienen un mayor éxito al utilizar y maximizar el refugio, que en el caso de las arañas con telas orbiculares sería el centro de la misma (Orians y Pearson en Zschokke & Nakata 2010). Además, en otros estudios se ha visto que el tamaño del área libre y el área del meollo mantienen cierta proporción con el área de captura (Hesselberg 2010), por lo que estas regiones de la tela podrían estar variando en función de los cambios del área de captura y no por efecto de la inclinación de la tela.

Las diferencias encontradas en la asimetría de la tela en estas especies, coincide con lo reportado antes para otras arañas. Según Herberstein y Heiling (1999), las telas que son más verticales, son más asimétricas con la parte superior al meollo de menor tamaño, y por tanto con menos seda con respecto a la parte inferior. En el caso de *L. sp2*, se encontró el mismo patrón en la cantidad de vueltas de espiral en las dos secciones de la tela (superior e inferior), similar a lo reportado para otras especies que reducen el número de vueltas de espiral en la región superior al meollo, pero aumentan la distancia entre las

vueltas sin que se altere el área de captura (Herberstein & Heiling 1999). Estos ajustes de asimetría pueden deberse a varios factores, uno de ellos es el efecto que tiene la gravedad sobre la construcción de la tela ya que en experimentos en espacios sin gravedad han tenido como resultado un menor grado de asimetría en las telas (Vollrath en Herberstein & Heiling 1999).

Estudios con *Argiope* muestran que en especies relacionadas filogenéticamente y que viven en el mismo sitio tienen una estratificación vertical en el ambiente, es decir, las telas de unas especies son ubicadas en la maleza más alta y las de la otra más cercanas del suelo, esta separación podría disminuir la competencia entre ambas especies (Enders 1974). En el caso de *L. argyra* y *L. sp2*, los individuos analizados se encuentran en el mismo espacio, entre los 50 cm y los 150 cm de altura, sin embargo se observó que *L. argyra* construye las telas de forma más horizontal que *L. sp2*, lo que podría disminuir la competencia al capturar presas con diferente tipo de vuelo (Observación personal).

De acuerdo con lo descrito anteriormente sí existen algunos cambios en la estructura, como en el área de captura y el área libre de la tela orbicular de *L. sp2*, que tenían diferentes inclinaciones de la tela. Sin embargo, la información de este estudio no es suficiente para determinar si esas variaciones se deben exclusivamente a los cambios en la inclinación de la tela. Se recomienda, para futuras investigaciones abarcar otras variables que pueden incidir en los cambios morfológicos de la tela como condiciones del ambiente y disponibilidad de presas y sustratos.

Agradecimientos

A Gilbert Barrantes por su colaboración en el planteamiento del proyecto así como en el análisis y discusión de los datos. A don Juan, dueño de la plantación por permitir el uso de la misma en este estudio. A Eduardo Chacón por sus sugerencias en el análisis estadístico y en la redacción de este informe.

Bibliografía

- Agnarsson, I., M. Gregorič, T. A. Blackledge & M. Kuntner. 2013. The phylogenetic placement of Psechridae within Entelegynae and the convergent origin of orb-like spider webs. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 5: 100-106.
- Barrantes, G., A. Aisenberg & W. G. Eberhard. 2013. Functional aspects of genital differences in *Leucauge argyra* and *L. mariana* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Arachnology* 41: 59-69.
- Barrantes, G. & W. G. Eberhard. 2012. Extreme behavioral adjustments by an orb-web spider to restricted spaces. *Ethology* 118: 1-12.
- Blackledge, T. A. & C. M. Eliason. 2007. Functionally independent components of prey capture are architecturally constrained in spider orb webs. *Biology Letters* 3: 456-458.
- Blamires, S.J. 2010. Plasticity in extended phenotypes: orb web architectural responses to variations in prey parameters. *Journal of Experimental Biology* 213:3207-3212.
- Eberhard, W. G. 1986. Effects of orb-web geometry on prey interception and retention, pp. 70 –100. *In*: W. A. Shear, ed. *Spiders webs, behaviour and evolution*. Stanford University Press, Palo Alto California, USA.
- Eberhard, W.G. 1989. Effects of orb web orientation and spider size on prey retention. *Bulletin of British Arachnological Society* 8:45 - 48.

- Eberhard, W. G. 1990. Functions and phylogenie of spiders webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 341-372.
- 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.
- Eberhard, W. G. & G. Barrantes. 2015. Cues guiding uloborid construction behavior support orb web monophyly. *Journal of Arachnology* 43: 371-387.
- Eberhard, W. G. & T. Hesselberg. 2012. Cues that spiders (Araneae: Araneidae, Tetragnathidae) use to build orbs: lapses in attention to one set of cues because of dissonance with others?. *Ethology*, 118: 610-620.
- Enders, F. 1974. Vertical stratification in orb-web spiders (Araneidae, Araneae) and a consideration of other methods of coexistence. *Ecology* 55: 317-328.
- Heiling, A. M. & M. E. Herberstein. 2000. Interpretations of orb-web variability: a review of past and current ideas. *Ekológia* 19: 97-106.
- Herberstein, M. E. & A. M. Heiling. 1999. Asymmetry in spider orb webs: a result of physical constraints?. *Animal Behaviour* 58: 1241-1246.
- Hernández, G. R. 2005. Mapa Climatológico de Costa Rica. Escuela de Ciencias Geográficas, Universidad Nacional de Costa Rica. Disponible en: <http://www.una.ac.cr/geocrad/mapas/index.html>. Accedido el: 2 abril 2017
- Hesselberg, T. 2010. Ontogenetic changes in web design in two orb-web spiders. *Ethology* 116: 535-545.
- Holdridge, L. R. 1987. Life Zone Ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- 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.
- Nentwig, W. 1983. The non-filter function of orb-webs in spiders. *Oecologia* 58: 418- 420.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar & R Core Team. 2017. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-131. Disponible en <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. R Core Team, Vienna, Austria. Disponible en <http://www.R-project.org/>
- Triana-Cambronero, E., G. Barrantes, E. Cuykens & A. Camacho. 2011. Function of the upper tangle in webs of young *Leucauge argyra* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Arachnology* 39: 519 - 522.
- Ubick, D., P. Paquin, P. E. Cushing & V. Roth. 2005. Spiders of North America: an identification manual. 1era edición. American Arachnological Society, Miami.
- Wagenmakers, E. J. & S. Farrell. 2004. AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic Bulletin and Review* 11: 192-196.
- Zschokke, S. 1999. Nomenclature of the orb-web. *Journal of Arachnology* 27: 542-546.

Zschokke, S. & K. Nakata. 2010. Spider orientation and hub position in orb webs.
Naturwissenschaften 97: 43-52.

Cuadros y figuras

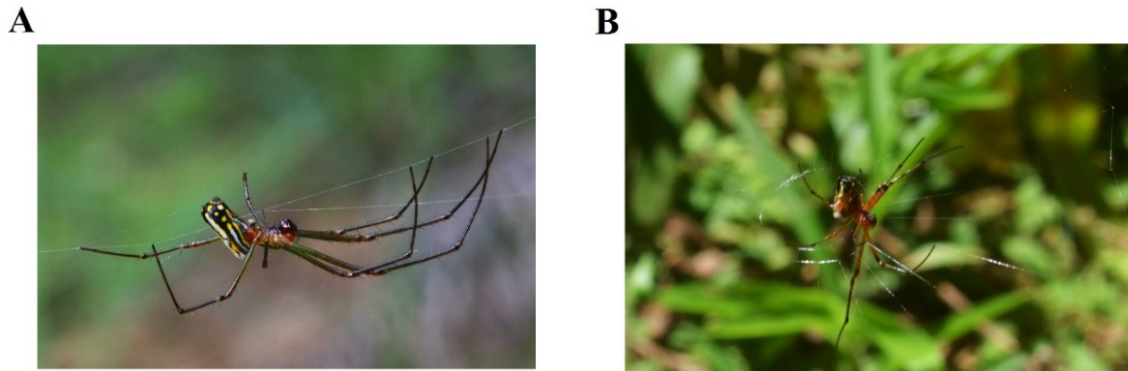


Figura 1. Especies de estudio. A) *Leucauge argyra*. B) *Leucauge sp2*.

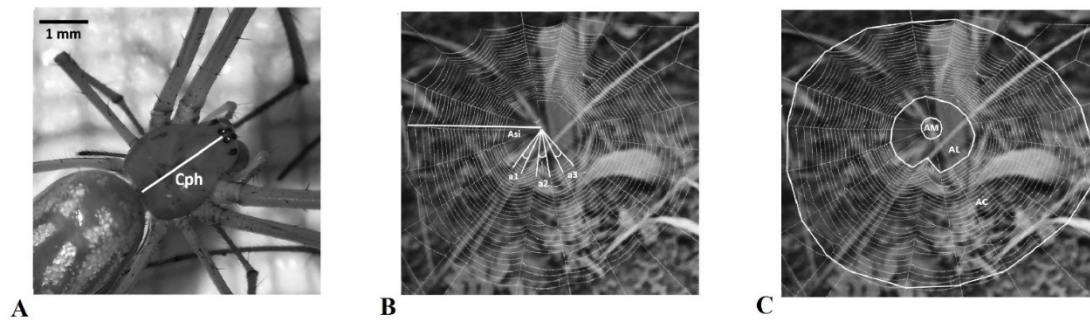


Figura 2. Un individuo de *Leucauge sp2* (A) visto bajo el estereoscopio y una tela orbicular (B y C) y en las que se muestran las variables medidas: A) Cph: largo del cefalotórax. B) Asi: asimetría, a1: ángulo 1, a2: ángulo 2, a3: ángulo 3. C) AM: área del meollo, AL: área libre, AC: área de captura.

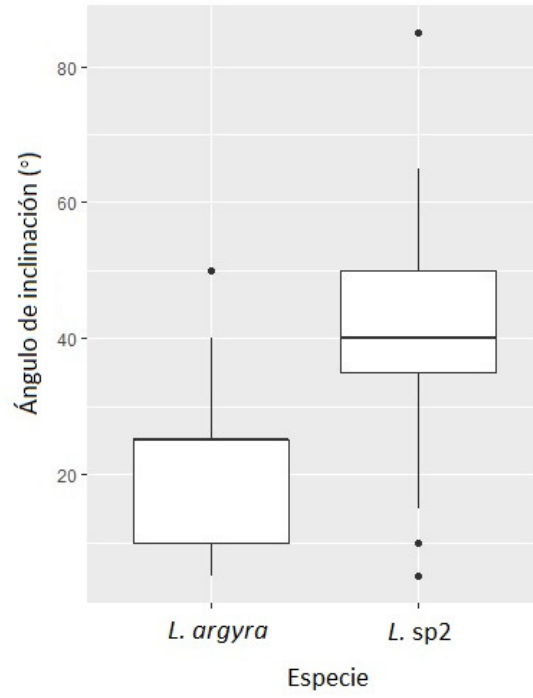


Figura 3. Distribución de los ángulos de inclinación (°) de la tela de *Leucauge argyra* y *Leucauge sp2*.

Cuadro 1. Ángulo de inclinación (°) de la tela sobre cinco variables respuesta: área de captura, área libre, área del meollo, total de radios y total de vueltas de espiral para *Leucauge argyra*, *Leucauge sp2* y ambas especies. Coef.: coeficiente, E.E.: Error estándar, T: Valor prueba T, P: Probabilidad.

| | <i>L. argyra</i> | | | | <i>L. sp2</i> | | | | Ambas especies | | | |
|--|------------------|------|-------|--------|---------------|------|--------|--------|----------------|------|--------|--------|
| | Coef. | E.E. | T | P | Coef. | E.E. | T | P | Coef. | E.E. | T | P |
| V. Respuesta: Área de captura (A) | | | | | | | | | | | | |
| Intercepto | -0.09 | 0.01 | -6.94 | 0.000* | -0.02 | 0.01 | -3.32 | 0.002* | -0.02 | 0.01 | -1.88 | 0.064 |
| Área total | 1.06 | 0.01 | 1.11 | 0.000* | 1.01 | 0.00 | 185.79 | 0.000* | 1.00 | 0.01 | 134.20 | 0.000* |
| Cefalotórax | -0.01 | 0.01 | -0.67 | 0.511 | -0.02 | 0.01 | -3.27 | 0.002* | -0.17 | 0.04 | -4.33 | 0.000* |
| Ángulo | 0.00 | 0.00 | 0.03 | 0.978 | -0.00 | 0.00 | -2.96 | 0.005* | -0.00 | 0.00 | -2.30 | 0.024* |
| Área total*Cefalotórax | | | | | | | | | 0.13 | 0.03 | 3.97 | 0.000* |
| L. sp2 | | | | | | | | | 0.01 | 0.00 | 3.52 | 0.001* |
| V. Respuesta: Área del meollo (B) | | | | | | | | | | | | |
| Intercepto | 3.53 | 2.61 | 1.35 | 0.193 | -0.89 | 0.22 | -4.07 | 0.000* | -0.76 | 0.22 | -3.48 | 0.001* |
| Área total | -2.38 | 1.90 | -1.25 | 0.226 | 0.65 | 0.18 | 3.61 | 0.001* | 0.68 | 0.18 | 3.89 | 0.000* |
| Cefalotórax | -11.27 | 7.91 | -1.43 | 0.171 | 3.26 | 1.49 | 2.19 | 0.033* | 2.64 | 0.94 | 2.82 | 0.006* |
| Ángulo | 0.00 | 0.00 | 0.66 | 0.517 | 0.00 | 0.00 | 0.22 | 0.829 | 0.00 | 0.00 | 0.61 | 0.547 |
| Área total*Cefalotórax | 8.00 | 5.75 | 1.39 | 0.181 | -2.31 | 1.23 | -1.87 | 0.068 | -1.89 | 0.74 | -2.55 | 0.013* |
| L. sp2 | | | | | | | | | -0.16 | 0.04 | -4.49 | 0.000* |
| V. Respuesta: Área libre (C) | | | | | | | | | | | | |
| Intercepto | 1.22 | 1.11 | 1.10 | 0.286 | -0.70 | 0.21 | -3.37 | 0.002* | -0.6 | 0.15 | -4.14 | 0.000* |
| Área total | -0.39 | 0.81 | -0.49 | 0.633 | 0.95 | 0.17 | 5.54 | 0.000* | 0.96 | 0.12 | 7.77 | 0.000* |
| Cefalotórax | -2.47 | 3.36 | -0.73 | 0.473 | 1.60 | 1.41 | 1.14 | 0.262 | 2.49 | 0.66 | 3.7 | 0.000* |
| Ángulo | 0.00 | 0.00 | -0.32 | 0.753 | 0.0 | 0.00 | 3.02 | 0.004* | 0.00 | 0.00 | 2.70 | 0.009* |
| Área total*Cefalotórax | 1.90 | 2.44 | 0.78 | 0.447 | -1.06 | 1.17 | -0.90 | 0.371 | -1.76 | 0.52 | -3.37 | 0.001* |
| L. sp2 | | | | | | | | | -0.06 | 0.03 | -2.48 | 0.016* |
| V. Respuesta: Total de radios (D) | | | | | | | | | | | | |
| Intercepto | -0.22 | 0.74 | -0.30 | 0.767 | 0.44 | 0.07 | 6.26 | 0.000* | 0.51 | 0.05 | 10.70 | 0.000* |
| Área total | 0.69 | 0.54 | 1.27 | 0.219 | 0.23 | 0.06 | 3.98 | 0.000* | 0.18 | 0.04 | 5.17 | 0.000* |
| Cefalotórax | 1.99 | 2.25 | 0.88 | 0.390 | 0.64 | 0.48 | 1.33 | 0.191 | -0.05 | 0.04 | -1.27 | 0.209 |
| Ángulo | -0.00 | 0.00 | -0.49 | 0.630 | 0.00 | 0.00 | 0.39 | 0.700 | 0.00 | 0.00 | 0.12 | 0.901 |
| Área total*Cefalotórax | -1.39 | 1.64 | -0.85 | 0.405 | -0.61 | 0.40 | -1.54 | 0.131 | | | | |

| | <i>L. argyra</i> | | | | <i>L. sp2</i> | | | | Ambas especies | | | |
|---|------------------|------|-------|-------|---------------|------|-------|--------|----------------|------|-------|--------|
| | Coef. | E.E. | T | P | Coef. | E.E. | T | P | Coef. | E.E. | T | P |
| L. sp2 | | | | | | | | | -0.01 | 0.01 | -1.07 | 0.288 |
| V. Respuesta: Vueltas de espiral (E) | | | | | | | | | | | | |
| Intercepto | -0.87 | 1.00 | -0.87 | 0.395 | 0.59 | 0.08 | 7.75 | 0.000* | 0.55 | 0.07 | 7.70 | 0.000* |
| Área total | 1.25 | 0.73 | 1.71 | 0.104 | 0.19 | 0.06 | 3.09 | 0.003* | 0.22 | 0.05 | 4.18 | 0.000* |
| Cefalotórax | 3.91 | 3.02 | 1.30 | 0.212 | -0.13 | 0.07 | -1.92 | 0.060 | -0.11 | 0.06 | -1.89 | 0.064 |
| Ángulo | 0.00 | 0.00 | 0.33 | 0.745 | 0.00 | 0.00 | 0.21 | 0.837 | 0.00 | 0.00 | 0.36 | 0.721 |
| Área total*Cefalotórax | -2.89 | 2.19 | -1.32 | 0.205 | | | | | | | | |
| L. sp2 | | | | | | | | | -0.01 | 0.02 | -0.35 | 0.730 |

Cuadro 2. Modelos de efectos mixtos lineales del efecto del ángulo de inclinación (°) de la tela sobre cuatro variables respuesta: asimetría, cantidad de vueltas de espiral según la dirección, promedio del ángulo entre radios según la dirección y cantidad de radios según la dirección para *Leucauge argyra*, *Leucauge sp2* y ambas especies. Coef.: coeficiente, E.E.: Error estándar, DF: Grados de libertad, T: Valor prueba T, P: Probabilidad.

| | <i>L. argyra</i> | | | | | <i>L. sp2</i> | | | | | Ambas especies | | | | |
|---|------------------|------|------|-------|--------|---------------|------|------|-------|--------|----------------|------|------|-------|--------|
| | Coef. | E.E. | D.F. | T | P | Coef. | E.E. | D.F. | T | P | Coef. | E.E. | D.F. | T | P |
| V. Respuesta: Asimetría (A) | | | | | | | | | | | | | | | |
| Intercepto | 1.14 | 0.04 | 63 | 30.18 | 0.000* | 1 | 0.03 | 147 | 36.28 | 0.000* | 1.06 | 0.05 | 213 | 22.94 | 0.000* |
| Inferior | 0 | 0.02 | 63 | -0.1 | 0.922 | 0.04 | 0.01 | 147 | 4.24 | 0.000* | 0.03 | 0.01 | 213 | 3.39 | 0.001* |
| Izquierda | -0.02 | 0.02 | 63 | -1.07 | 0.287 | 0 | 0.01 | 147 | 0.03 | 0.98 | -0.01 | 0.01 | 213 | -0.59 | 0.559 |
| Superior | -0.09 | 0.02 | 63 | -5.95 | 0.000* | -0.04 | 0.01 | 147 | -5.03 | 0.000* | -0.06 | 0.01 | 213 | -7.13 | 0.000* |
| Ángulo | 0 | 0 | 24 | 0.16 | 0.873 | 0 | 0 | 48 | -0.93 | 0.357 | 0 | 0.01 | -2 | -0.91 | NaN |
| L. sp2 | | | | | | | | | | | -0.1 | 0.03 | -2 | -2.85 | NaN |
| Cefalotórax | | | | | | | | | | | 0.29 | 0.13 | -2 | 2.33 | NaN |
| V. Respuesta: Vueltas de espiral según dirección (B) | | | | | | | | | | | | | | | |
| Intercepto | 1.65 | 0.04 | 63 | 44.47 | 0.000* | 1.63 | 0.03 | 147 | 62.06 | 0.000* | 1.66 | 0.02 | 213 | 87.5 | 0.000* |
| Inferior | 0 | 0.01 | 63 | -0.19 | 0.848 | 0 | 0.01 | 147 | 0.34 | 0.738 | 0 | 0.01 | 213 | 0.28 | 0.783 |
| Izquierda | -0.01 | 0.01 | 63 | -0.91 | 0.369 | 0 | 0.01 | 147 | 0.07 | 0.945 | 0 | 0.01 | 213 | -0.4 | 0.692 |
| Superior | -0.04 | 0.01 | 63 | -3.6 | 0.001* | -0.02 | 0.01 | 147 | -2.85 | 0.005* | -0.03 | 0.01 | 213 | -4.29 | 0.000* |
| Ángulo | 0 | 0 | 24 | 0.38 | 0.71 | 0 | 0.01 | 48 | -0.31 | 0.761 | 0 | 0 | -1 | -0.16 | NaN |
| L. sp2 | | | | | | | | | | | -0.04 | 0.02 | -1 | -2.07 | NaN |
| V. Respuesta: Ángulo entre radios según dirección (C) | | | | | | | | | | | | | | | |
| Intercepto | 17.01 | 2.27 | 22 | 7.51 | 0.000* | 11.57 | 0.67 | 49 | 17.35 | 0.000* | 11.93 | 1.09 | 72 | 10.99 | 0.000* |
| Cefalotórax | -12.59 | 6.22 | 20 | -2.02 | 0.057 | 7.28 | 2.89 | 47 | 2.52 | 0.015* | 1.01 | 2.93 | 69 | 0.34 | 0.733 |
| Superior | 0.27 | 0.47 | 22 | 0.58 | 0.568 | 1.79 | 0.4 | 49 | 4.45 | 0.000* | 1.31 | 0.32 | 72 | 4.05 | 0.000* |
| Ángulo | 0.01 | 0.04 | 20 | 0.13 | 0.902 | 0.01 | 0.01 | 47 | 0.47 | 0.644 | 0.01 | 0.01 | 69 | 0.43 | 0.666 |
| L. sp2 | | | | | | | | | | | 0.68 | 0.79 | 69 | 0.87 | 0.388 |
| V. Respuesta: Total de radios según dirección (D) | | | | | | | | | | | | | | | |
| Intercepto | 1.19 | 0.03 | 22 | 42.6 | 0.000* | 1.14 | 0.02 | 49 | 69.23 | 0.000* | 1.19 | 0.01 | 72 | 87.87 | 0.000* |
| Superior | -0.01 | 0.01 | 22 | -0.5 | 0.623 | -0.03 | 0.01 | 49 | -3.82 | 0.000* | -0.02 | 0.01 | 72 | -3.3 | 0.002* |
| Ángulo | 0 | 0 | 21 | -0.51 | 0.619 | 0 | 0 | 48 | -0.19 | 0.854 | 0 | 0 | 70 | -0.41 | 0.682 |
| L. sp2 | | | | | | | | | | | -0.05 | 0.02 | 70 | -3.31 | 0.002* |

Herbivoría e insectos fitófagos asociados a una especie invasora y dos nativas de la familia Fabaceae

José Miguel Valverde-Espinoza

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; js.mgl.v@gmail.com

La invasión por parte de especies introducidas es una de los principales problemas que enfrentan sistemas naturales alrededor del mundo. En el caso de las plantas, el éxito fuera del rango de distribución natural ha sido explicado, principalmente, con la hipótesis de liberación de enemigos. Este trabajo tiene como objetivo comparar el porcentaje de herbivoría foliar y la composición de las comunidades de insectos fitófagos de dos plantas nativas y una introducida de bejucos en la familia Fabaceae. Además evaluar la hipótesis de la liberación de enemigos en plantas filogenéticamente emparentadas. Se trabajó en Rincón de Osa con las especies nativas *Centrosema plumieri* y *Vigna speciosa* y con la especie invasora *Pueraria phaseoloides*. En relación a la herbivoría el mayor porcentaje se cuantificó en *C. plumieri*, seguida por *P. phaseoloides* y por último *V. speciosa*. En términos de diversidad el bejuco introducido fue el más diverso, seguido por los dos bejucos nativos que presentaron una diversidad similar. La composición de especies de insectos difirió entre sí. Factores como fenología, edad de la planta podrían explicar el patrón observado, además hay que considerar que hay un efecto de insectos chupadores no cuantificable en el muestreo. Los resultados indican que además de el origen de las plantas, o sea si son introducidas o nativas, es necesario considerar otro factores a la hora de explicar la composición de especies, por ejemplo el efecto de insectos generalistas y la interacción con otras plantas de la comunidad. En conclusión las interacciones entre plantas y sus herbívoros es una relación más compleja que lo abarcado por hipótesis de liberación de enemigos y es necesario el estudio de diferentes variables que pueden ser específicas para especies e incluso individuos.

Palabras clave: *Centrosema plumieri*, *Pueraria phaseoloides*, *Vigna speciosa*, Cicadellidae, Hipótesis de liberación de enemigos

La invasión por parte de especies introducidas, de manera accidental o premeditada, es una de los principales problemas que enfrentan sistemas naturales alrededor del mundo (Vitousek *et al.* 1997, Loew *et al.* 2000, Mack *et al.* 2000). Se considera como invasora a cualquier especie que logra establecerse, luego de ser introducida, en un hábitat donde no ocurre de forma natural (Sakai *et al.* 2001). Las especies invasoras no solo afectan el ecosistema, sino que causan perjuicios a nivel económico o a de salud, entre otros (Vitousek *et al.* 1997, Mack *et al.* 2000).

En el caso de las plantas, el éxito fuera del rango de distribución natural ha sido explicado, principalmente, con la hipótesis de liberación de enemigos (ERH, por sus siglas en ingles) (Mitchell & Power 2003). Esta hipótesis establece que las plantas introducidas experimentan una disminución de herbívoros y otros enemigos naturales en los nuevos ambientes, lo que provoca un aumento en su distribución y abundancia (Keane & Crawley 2002). Sin embargo, para considerar el efecto de la carencia de herbívoros en el éxito de las plantas invasoras es necesario tomar en cuenta dos factores: la diferencia en el impacto de los insectos generalistas contra especialistas (Maron & Vilà 2001, Morrison & Hay 2011) y el aislamiento filogenético de la planta, es decir si existen parientes cercanos en la región (Connor *et al.* 1980, Hokkanen & Pimental 1989, Agrawal & Cotanen 2003).

Para entender el papel de la herbivoría en la regulación de plantas nativas e introducidas es esencial el estudio en un mismo ambiente, ya que se reduce el efecto de

variables, tanto bióticas como abióticas, no tomadas en consideración (Agrawal & Cotanen 2003). Además conocer la abundancia y la identidad de los herbívoros puede facilitar un mejor entendimiento de la interacción con las plantas, ya que una mayor abundancia de herbívoros no implica un mayor porcentaje de daño en las plantas (Maron & Vilà 2001).

El kudzú tropical, *Pueraria phaseoloides* (Roxb.) Benth, es una planta rastrera o trepadora introducida en los trópicos y considerada una de las hierbas invasoras más agresivas en la región (Huezé *et al.* 2016). En los trópicos, el kudzú generalmente convive con otras especies nativas de la misma familia con morfología similar. Por ejemplo, en la región de Rincón de Osa, el kudzú comparte el hábitat con dos plantas pertenecientes a la misma tribu Phaseoleae y con semejanza en sus hábitat, hábito y forma, los bejucos *Centrosema plumieri* (Turpin ex Pers.) Benth y *Vigna speciosa* (Kunth) Verdc., ambas especies nativas.

Este trabajo tiene como objetivo comparar el porcentaje de herbivoría foliar y la composición de las comunidades de insectos fitófagos de dos plantas nativas y una introducida de la familia Fabaceae. Además evaluar la hipótesis de la liberación de enemigos en plantas filogenéticamente emparentadas. Se espera que las plantas nativas tengan un mayor porcentaje de herbivoría en relación a la introducida. En relación a las comunidades de insectos se espera una similitud mayor entre las especies nativas, y que estas a su vez presenten una mayor diversidad en comparación con la planta introducida.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio - El muestreo se realizó del 29 de Enero al 3 de Febrero del 2017 en la comunidad de El Campo de Aguabuena, Osa, provincia de Puntarenas, Costa Rica (8°42'1.60"N, 83°30'50.40"W; 70 msnm). La zona cuenta con una precipitación media anual que varía entre 3000 y 4000 mm y la temperatura promedio anual entre de 24 y 27 °C (Vílchez & Rocha 2004); el sitio corresponde a un bosque muy húmedo Tropical según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1987).

Especies de estudio – *Centrosema plumieri* (Turpin ex Pers.) Benth. es un bejuco trepador con hojas alternas, trifololiadas y poco pubescentes desde ovadas a romboides, presenta flores solitarias en pedúnculos axilares. La mayor parte de la flor es blanca presentado coloración entre rojo y violeta en el centro del estandarte y el ápice de las alas (Acevedo-Rodríguez 2005). En Costa Rica se distribuye en el bosque seco, húmedo y muy húmedo entre 0 y 1100 msnm (Zamora 2010). Se distribuye en el neotrópico y ha sido introducida en Asia y África tropical (Acevedo-Rodríguez 2005).

Vigna speciosa (Kunth) Verdc. es un bejuco rastrero o trepador con hojas alternas trifololiadas que van desde ovadas a agudas, presenta inflorescencias con flores azules o violeta con amarillo en el centro, la quilla es abruptamente inflexa con una torsión completa. Se distribuye desde Suramérica hasta el norte de México, en Costa Rica se distribuye entre los 0 y 1500 m en bosques secos, húmedos y muy húmedos (Zamora 2010).

Pueraria phaseoloides (Roxb.) Benth. es un bejuco rastrero o trepador con hojas alternas, trifololiadas y pubescentes que van desde obovadas a romboides, presenta inflorescencias axilares con flores blancas o lilas (Acevedo-Rodríguez 2005). Esta especie es originaria del este y el sudeste de Asia y actualmente se encuentra introducida en el trópico; en Costa Rica fue introducida para controlar malezas en plantaciones de palma y para forraje, convirtiéndose posteriormente en una maleza por si misma (Zamora 2010).

Toma de datos – Para el muestreo se seleccionó para cada planta un área donde la misma fuera abundante, un parche, y se obtuvo el área aproximada utilizando una cinta métrica, tomando la medida de largo y ancho de los parches. Se trabajó a nivel de parche ya que por la naturaleza rastrera y trepadora de las plantas es difícil diferenciar un individuo de otro. Luego del parche de *P. phaseoloides* se encontraba el de *V. speciosa* a 30 m y el de *C. plumieri* a 500 m, aproximadamente.

La recolecta de insectos se realizó durante seis días y cada parche se muestreó un total de ocho veces. Para el diseño del experimento se consideró no muestrear dos veces la misma hora para un mismo parche, no muestrear el mismo parche dos horas seguidas y no muestrear el mismo parche más de dos veces al día. Cada parche se revisó una vez en cada hora entre las 8:00 y las 11:00 horas y en cada hora entre las 14:00 y las 17:00 horas. En total, el esfuerzo de muestreo fue igual para cada especie. No se muestreó a las 12:00 o 13:00 horas debido a que las altas temperaturas provocan que disminuya la actividad de insectos (Totaland 1994).

En cada uno de los muestreos se colectaron insectos de forma directa durante una hora, sobre las plantas en estudio. La recolecta se hizo con ayuda de una red de golpe y una aspiradora de insectos, tal y como se describe por Márquez (2005). Los insectos colectados fueron preservados en alcohol al 85% para su posterior identificación en el laboratorio. Las larvas de mariposas fueron recolectadas vivas y se mantuvieron en bolsas de plástico hasta que la mariposa fuera adulta para facilitar la identificación del individuo.

Para cuantificar la herbivoría se seleccionaron cuatro tallos al azar en cada parche. Para cada tallo seleccionado se colectaron las primeras cuatro hojas después del meristemo apical del tallo y fueron fotografiadas sobre papel milimétrico en el laboratorio con una cámara digital Sony Cyber-shot DSC-H400. Utilizando el programa ImageJ se obtuvo el largo, ancho y área de las folíolos de cada hoja recolectada. Se realizó una regresión lineal entre el producto del largo y el ancho contra el área de los folíolos sin herbivoría con el fin de encontrar una relación y así extrapolar el área esperada para los folíolos con herbivoría a partir de esas dimensiones (Cabezas-Gutiérrez *et al.* 2009). Para las tres plantas de estudio las correlaciones fueron significativas, por lo que resulta un buen estimador del área para hojas con herbivoría (Cuadro 1). El porcentaje de herbivoría se calculó con la siguiente fórmula, usada por Rodríguez-Auad y Simonetti (2001):

$$\% \text{ herbivoría} = \frac{\text{área predicha} - \text{área observada}}{\text{área predicha}} \times 100$$

Para las hojas donde faltaba un folíolo no se tomaba el dato ya que se desconocían las causas de la ausencia de dicho folíolo.

Análisis estadístico – Con una prueba de Kruskal-Wallis se estimó si existen diferencias en el porcentaje de herbivoría entre las tres especies en estudio, y se utilizó una prueba de Nemenyi para comparaciones múltiples.

Mediante el cálculo de números de Hill de primer orden (más valor a especies raras) y segundo orden (más valor a especies abundantes) se estimó la diversidad de insectos fitófagos en los parches según el método descrito por Chao y Jost (2014). Una rarefacción y una extrapolación por cobertura, basándose en la completitud de la comunidad, se utilizó para estimar el porcentaje de la comunidad de insectos que se encuentra representada en cada muestreo y el esfuerzo necesario para tener una mejor representación de la misma (Chao & Jost, 2014).

Con el fin de determinar si existen diferencias en la composición de fitófagos en las plantas de estudio se hizo un análisis de similitudes (ANOSIM), el análisis se realizó con una distancia euclídeana y calculando 999 permutaciones. Se usó un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) con el fin de visualizar esas diferencias. Los análisis se realizaron en el programa estadístico R (R Core Team 2016).

Resultados

Se encontró un porcentaje de herbivoría promedio del 14.58 ± 24.34 % para *C. plumieri*, 7.98 ± 17.86 % para *P. phaseoloides* y 7.94 ± 17.84 % para *V. speciosa*. En general se encontraron diferencias entre los porcentajes de herbivoría para los bejucos (Fig.1, $\chi^2 = 8.980$, g.l.=2, $p=0.011$), el porcentaje de herbivoría fue mayor para *C. plumieri* en comparación con *V. speciosa* ($p < 0.05$). Sin embargo, el porcentaje de *P. phaseoloides* no difirió significativamente de las otras especies (Fig. 1)

Se cuantificaron 245 insectos, los cuales corresponden a 30 taxa diferentes en 14 familias pertenecientes a cuatro órdenes diferentes (Cuadro 2). Hemiptera, principalmente Cicadellidae, fue el grupo más diverso y abundante, seguido por coleópteros, ortópteros y por último lepidópteros con sólo una familia representada y dos individuos. El parche con mayor riqueza en relación a insectos fitófagos, al igual que el más abundante, corresponde a *P. phaseoloides*, seguido por *C. plumieri* y por último *V. speciosa* (Cuadro 3). En general el parche de *P. phaseoloides* se coloca como el más diverso, mientras que para las dos plantas nativas no se aprecian diferencias en términos de diversidad (Fig. 2). Se observa que la diversidad medida mediante números de Hill de segundo orden (basado en especies abundantes) separa con mayor claridad la especie introducida de las nativas que los números de Hill en primer orden. Las curvas de rarefacción demuestran que la comunidad de insectos de *P. phaseoloides* es la mejor representada, seguida por *C. plumieri* y *V. speciosa* (Fig.3). Se encontró una disimilitud general del 18% entre las comunidades ($R=0.18$, $p < 0.05$), además de un pequeño traslape entre las comunidades de insectos (Fig.4).

Discusión

En relación a la herbivoría para *C. plumieri* y *P. phaseoloides*, donde se encontró el mayor porcentaje de herbivoría en el bejuco nativo, se cumple lo esperado según la hipótesis de liberación de enemigo, sin embargo para *V. speciosa* no solo se presentó el menor grado de herbivoría, sino que difiere del otro bejuco nativo. Esto podría deberse a una defensa más eficiente en *Vigna*, ya que se ha reportado que incluso entre plantas congénéricas hay mecanismos de defensa contra herbívoros diferentes (Schierenbeck *et al.* 1994).

Un factor no tomado a consideración es la fenología y la edad de la planta, por lo que es necesario evaluar herbivoría a largo plazo para determinar si hay un cambio en el nivel de la misma (Mopper & Simberloff 1995). En *Phaseolus lunatus* L. (Fabaceae), una planta perteneciente a la misma tribu que los bejucos en estudio, se ha reportado que la herbívora se ve afectada por la edad de la planta ya que con esta varía la capacidad de la misma para producir cianuro como forma de defensa (Ballhorn *et al.* 2008). En *Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae) se ha reportado que diferencias en la densidad de tricomas, en diferentes tejidos y edades de la planta, afectan el nivel de herbivoría (Quiring *et al.* 1992). Otro efecto a considerar es que únicamente el daño producido por parte de insectos masticadores es cuantificable a simple vista, por lo que hay un efecto de insectos chupadores no estudiado; en otras palabras la herbivoría por parte de masticadores sigue

el patrón expuesto sin embargo no es un reflejo de todos los insectos que se están alimentando de la planta. Es necesaria información específica sobre los mecanismos que estas especies utilizan para defenderse de herbívoros y aspectos sobre su fenología para esclarecer los resultados obtenidos. Además es necesario el estudio de los efectos de insectos chupadores.

Los resultados obtenidos para diversidad y composición de especies demuestran una diferencia entre plantas nativas e introducidas, con una diversidad mayor en introducidas. Lo anterior indica que la composición de insectos fitófagos en estos bejucos se define por más factores que sólo el origen de la planta (Parker & Gilberts 2007, Morrison & Hay 2011). Es posible que a pesar de coexistir en un mismo ambiente variables no tomadas en cuenta, como factores edafológicos o disponibilidad de nutrientes, podrían interferir con procesos genéticos y fisiológicos propios de cada individuo, lo que afecta la susceptibilidad de las plantas y podría producir cambios en la composición de insectos (Mattson 1980, Mopper & Simberloff 1995, Ode 2006, Amtmann *et al.* 2008). Por ejemplo, Richardson y colaboradores (1999) reportaron en *Cladium jamaicense* Crantz (Cyperaceae) que altos contenidos de fósforo en el suelo disminuyen el contenido de compuestos fenólicos en las hojas lo que produce un incremento en la herbivoría.

También podría existir un efecto por parte de insectos generalistas de inflar los datos para la especie invasora, lo cual también podría ocurrir en términos de herbivoría, sin embargo una identificación taxonómica más precisa de los insectos es necesaria para abordar esta hipótesis ya que incluso dentro de un mismo género hay especies generalistas y especialistas (Ali & Agrawal 2012). La comunidad de plantas asociadas al parche también es un factor a considerar (Tallamy 2004). Gontijo y colaboradores (2014) demostraron que la riqueza de insectos aumenta con la riqueza de plantas nativas en el área, por lo que la diversidad de insectos en los parches de plantas nativas podría estar afectada por otras especies exóticas, mientras que en el parche de plantas introducidas podría existir un efecto positivo por parte de especies nativas.

Otra posibilidad es que plantas nativas hayan evolucionado defensas para los herbívoros nativos, no presentes en plantas introducidas, y más bien los herbívoros funcionen como control de plantas invasoras según lo expuesto por la hipótesis de la resistencia biótica (Maron & Vilà 2001). Park y Hay (2005) demostraron este patrón para plantas acuáticas del sureste estadounidense, donde herbívoros nativos prefieren plantas exóticas. Además *P. phaseoloides* es una planta abundante donde es invasora, lo que podría modificar el forrajeo de insectos ya que existiría preferencia por plantas más abundantes (Maron & Crone 2006).

La curva de rarefacción señala que un muestreo más extenso podría colocar a los tres bejucos en niveles similares de diversidad, lo que podría resultar en un traslape mayor en términos de similitud. Una mayor similitud entre las comunidades de insectos de plantas nativas e introducidas podría deberse a la facilidad, por parte de herbívoros, de cambiar de hospedero en plantas filogenéticamente emparentadas (Connor *et al.* 1980, López-Vaamonde 2003). Una de las principales razones que explican este fenómeno es la similitud química entre plantas emparentadas, lo que significa que una planta introducida a un sitio donde coexiste con parientes cercanos va a tener mecanismos bioquímicos similares a los que los insectos nativos están acostumbrados (Murphy & Feeny 2006).

En conclusión la interacción entre una planta y sus herbívoros es una relación compleja que va más allá de si la planta es nativa o introducida. Aunque la hipótesis de liberación de enemigos es funcional para interpretar algunos fenómenos no es algo definitivo y es necesario contemplar otros factores como fenología, relaciones

filogenéticas, interacciones dentro de la comunidad, genética y fisiología propia de cada especie, e incluso de cada individuo.

Agradecimientos

A Eduardo Chacón por la identificación de las plantas utilizadas, su ayuda en el análisis estadístico y sus constantes contribuciones al manuscrito. A Paul Hanson por su ayuda en la identificación de insectos y comentarios sobre el diseño experimental. A Luis Sandoval por su ayuda en el diseño experimental. A Alfredo Cascante por su ayuda en definir la metodología de colecta de hojas y a Gilbert Barrantes y Mauricio Fernández por su ayuda en definir métodos para determinar la herbivoría. A Jeffrey Sibaja por su ayuda en el análisis estadístico. A Sofía Granados y María José Monge por su ayuda en el campo.

Bibliografía

- Acevedo-Rodríguez, P. 2005. Vines and climbing plants of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Contributions from the United States National Herbarium* 51: 1-483.
- Agrawal, A.A. & P. M. Kotanen. 2003. Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters* 6: 712–715.
- Ali, J.G. & A. A. Agrawal. 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science* 17: 293–302.
- Amtmann, A., S. Troufflard & P. Armengaud. 2008. The effect of potassium nutrition on pest and disease resistance in plants. *Physiologia Plantarum* 1: 1–10.
- Ballhorn, D.J., S. Schiwy & M. Jensen. 2008. Quantitative variability of direct chemical defense in primary and secondary leaves of lima bean (*Phaseolus lunatus*) and consequences for a natural herbivore. *Journal of Chemical Ecology* 34: 1298–1301.
- Cabezas-Gutiérrez, M., F. Peña, H. W. Duarte, J. F. Colorado & R. L. Silva. 2009. Un modelo para la estimación del área foliar en tres especies forestales de forma no destructiva. *Revista U.D.C.A. Actualidad & Divulgación Científica* 12: 121–130.
- Chao, A. *et al.* 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84: 45–67.
- Connor, E.F., S. H. Faeth, D. Simberloff & P. A. Opler. 1980. Taxonomic isolation and the accumulation of herbivorous insects: a comparison of introduced and native trees. *Ecological Entomology* 5: 205–211.
- Gontijo, L., M. C. Vieira, W. S. Araújo & M. Almeida-Neto. 2014. Proportion of exotics and relatedness of host species mediate the positive effect of plant richness on the species richness of fruit flies. *Ecological Entomology* 39: 716–722.
- Heuzé, V., G. Tran, P. Hassoun, D. Bastianelli & F. Lebas. 2016. Tropical kudzu (*Pueraria phaseoloides*). Disponible en: <http://www.feedipedia.org/node/257>. Accedido el: 12 Marzo 2017.
- Hokkanen, H.M.T. & D. Pimentel. 1989. New associations in biological control: theory and practice. *The Canadian Entomologist* 121: 829–840.
- Holdridge, L.R. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, Costa Rica, IICA, 216 p.

- Keane, R.M. & M. J. Crawley. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 164–170.
- Loew, S., M. Browne, S. Boudjelas & M. De Poortes. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species a selection from the global invasive species database. The Invasive Species Specialist Group, Nueva Zelanda.
- López-Vaamonde, C., H. C. Godfray & J. M. Cook. 2003. Evolutionary dynamics of host-plant use in a genus of leaf-mining moths. *Evolution* 57: 1804–1821.
- Mack, R.N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout & F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasion: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Society of America* 10: 689–710.
- Maron, J. L., & E. Crone. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273: 2575-2584.
- Maron, J.L. & M. Vilà. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95: 361–373.
- Márquez, J. 2005. Técnicas de colecta y preservación de insectos. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 37: 385–408.
- Mattson, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119–161.
- Mitchell, C.E. & A. G. Power. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421: 625–627.
- Mopper, S. & D. Simberloff. 1995. Differential herbivory in an oak population: the role of plant phenology and insect performance. *Ecology* 76: 1233–1241.
- Morrison, W.E. & M. E. Hay. 2011. Herbivore preference for native vs. exotic plants: generalist herbivores from multiple continents prefer exotic plants that are evolutionarily naïve. *PloS ONE* 6: e17227–e17227.
- Murphy, S.M. & P. Feeny. 2006. Chemical facilitation of naturally occurring host shift by *Papilio machaon* butterflies (Papilionidae). *Ecological Monographs* 76: 399–414.
- Ode, P.J. 2006. Plant chemistry and natural enemy fitness: effects on herbivore and natural enemy interactions. *Annual Review of Entomology* 51: 163–185.
- Parker, I.M. & G. S. Gilberts. 2007. When there is no escape: the effects of natural enemies on native, invasive, and noninvasive plants. *Ecology* 88: 1210–1224.
- Parker, J.D. & M. E. Hay. 2005. Biotic resistance to plant invasion? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecology Letters* 8: 959–967.
- Quiring, D.T., P. R. Timmins & S. J. Park. 1992. Effect of variations in hooked trichome densities of *Phaseolus vulgaris* on longevity of *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) adults. *Environmental Entomology* 21: 1357–1361.
- R Core Team. 2016. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing
- Richardson, C.J., G. M. Ferrell & P. Vaithyanathan. 1999. Nutrient effects on stand structure, resorption efficiency, and secondary compounds in Everglades sawgrass. *Ecology* 80: 182–2192.

- Rodríguez-Auad, K. & J. A. Simonetti. 2001. Evaluación de la folivoría: una comparación de dos métodos. *Ecología en Bolivia* 36: 65–69.
- Sakai, A.K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson & S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305–332.
- Schierenbeck, K.A., R. N. Mack, & R. R. Sharitz. 1994. Effects of herbivory on growth and biomass allocation in native and introduced species of *Lonicera*. *Ecology* 75: 1661–1672.
- Tallamy, D.W. 2004. Do alien plants reduce insect biomass?. *Conservation Biology* 18: 1689–1692.
- Totland, Ø. 1994. Influence of climate, time of day and season, and flower density on insect flower visitation in alpine Norway. *Arctic and Alpine Research* 26: 66–71.
- Vílchez, B. & O. Rocha. 2004. Fenología y biología reproductivo del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido en la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Kurú* 1: 1-14.
- Vitousek, P. M., C. M. D'antonio, L. L. Loope, M. Rejmánek & R. Westbrooks. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 1-16.
- Zamora, N. 2010. Fabaceae, pp. 395-775. *In*: Hammel, B.E., Grayum, M.H., Herrera, C. & Zamora, N., eds., *Manual de plantas de Costa Rica, Volumen V*. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Missouri.

Cuadros y figuras

Cuadro 1. Correlación entre el productos del largo por el ancho y el área del foliolo para las especies de bejucos en estudio

| Especie | Grados de libertad | R2 | valor de p |
|------------------------------|--------------------|-------|------------|
| <i>Centrosema plumieri</i> | 24 | 0.987 | <0.05 |
| <i>Pueraria phaseoloides</i> | 26 | 0.978 | <0.05 |
| <i>Vigna speciosa</i> | 31 | 0.452 | <0.05 |

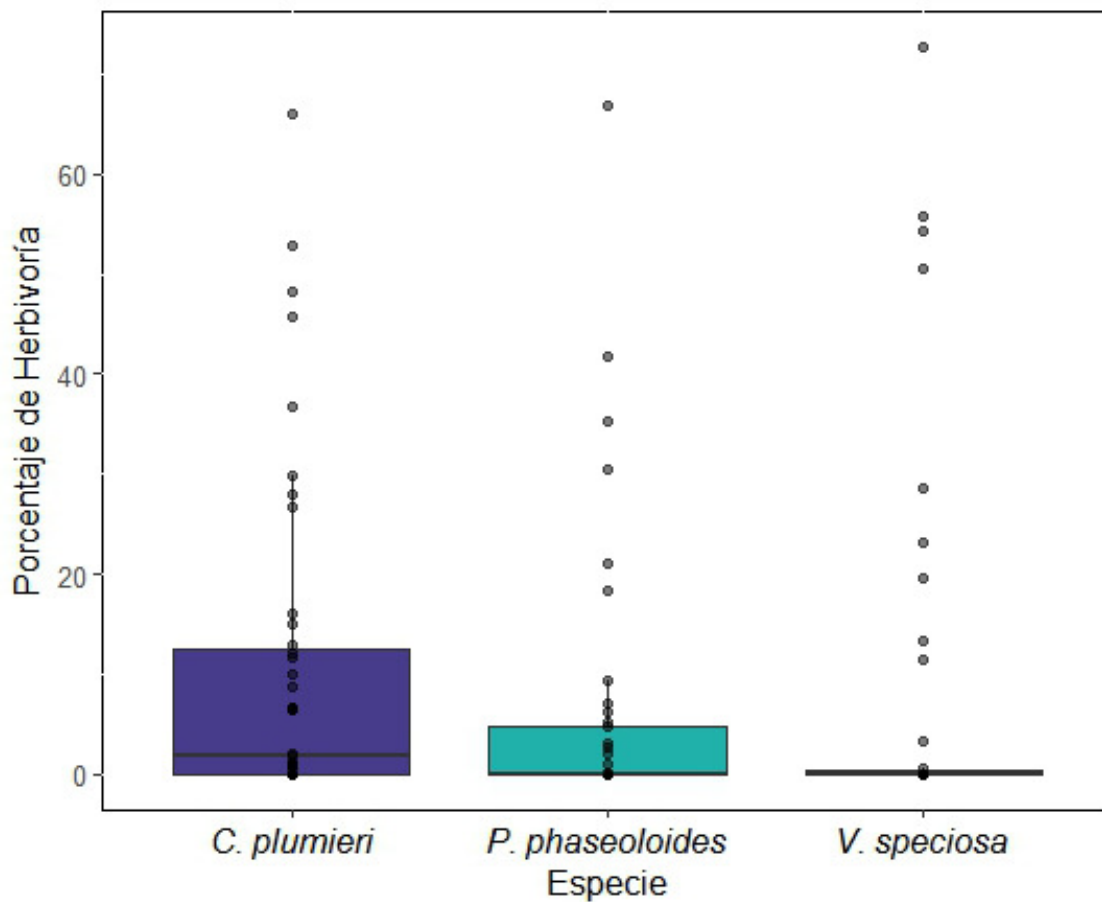


Figura 1. Distribución de los porcentaje de herbivoría para tres especies de bejucos en la familia Fabaceae.

Cuadro 2. Inventario y abundancia de insectos fitófagos para los parches de los tres bejucos de la familia Fabaceae en estudio

| Orden | Familia | Taxón | Abundancia | | | Total de individuos | |
|--------------|---------------|----------------------------------|---------------------------|-----------------|-------------|---------------------|----|
| | | | C. plumieri | P. phaseoloides | V. speciosa | | |
| Coleoptera | Brentidae | Apioninae | 6 | 1 | 1 | 8 | |
| | | Buprestidae | Agrilinae | 7 | 9 | 2 | 18 |
| | Curculionidae | Baridinae | | | 5 | 5 | |
| | | Indet. | | | 7 | 7 | |
| | | Eumolpinae morfotipo 1 | 5 | 1 | 2 | 8 | |
| | | Eumolpinae morfotipo 2 | | 6 | | 6 | |
| | Chrysomelidae | Galerucini | | 4 | | 4 | |
| | | Hispini | 2 | 2 | | 4 | |
| | | Lycidae | Indet. | 2 | | | 2 |
| | | Morfotipo 1 | 1 | | 10 | 11 | |
| | Cidradellidae | Hortensia similis (Walker, 1851) | 1 | | 2 | 3 | |
| | | Morfotipo 2 | 19 | 12 | 16 | 47 | |
| | | Morfotipo 3 | 2 | 2 | 3 | 7 | |
| | | Morfotipo 4 | 2 | | | 2 | |
| | | Morfotipo 5 | 2 | 21 | | 23 | |
| | | Zoreva lobulata (Stål, 1870) | | | 2 | 2 | |
| | | Coreidae | Lycambes sp. (Stål, 1862) | 2 | 1 | | 3 |
| | Hemiptera | Membracidae | Indet | 1 | 7 | | 8 |
| | | | Morfotipo 1 | 2 | 5 | | 7 |
| | | Miridae | Morfotipo 2 | | | 3 | 3 |
| Morfotipo 3 | | | | 5 | | 5 | |
| Morfotipo 1 | | | | 2 | 1 | 3 | |
| Pentatomidae | Morfotipo 2 | | 3 | | 3 | | |
| | Morfotipo 3 | 13 | 9 | | 22 | | |
| | Morfotipo 4 | | 3 | | 3 | | |
| Lepidoptera | Indet. | Indet. | | 2 | | 2 | |
| | Acrididae | Indet. | 1 | 6 | 1 | 8 | |
| Orthoptera | Eumastacidae | Indet. | | | 2 | 2 | |
| | Romaleidae | Indet. | | 2 | | 2 | |
| | Tettigoniidae | Indet. | | 17 | | 17 | |

Cuadro 3. Riqueza y abundancia general de insectos fitófagos para los parches de los tres bejucos en estudio.

| Planta | Riqueza | Abundancia |
|-----------------------|---------|------------|
| Centrosema plumieri | 15 | 72 |
| Pueraria phaseoloides | 19 | 123 |
| Vigna speciosa | 11 | 45 |

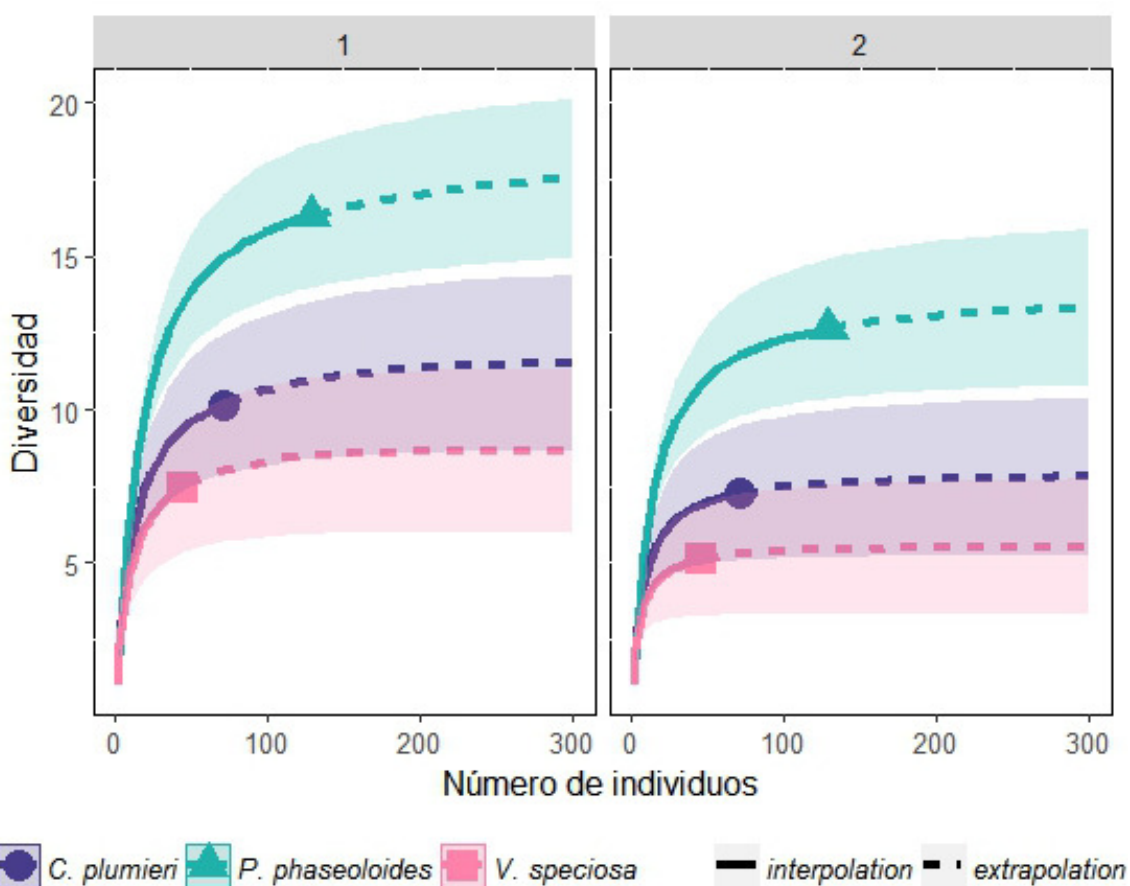


Figura 2. Diversidad, según números de Hill de orden 1 (más valor a especies raras) y 2 (más valor a especies abundantes), para las comunidades de insectos fitófagos pertenecientes a las tres plantas de estudio.

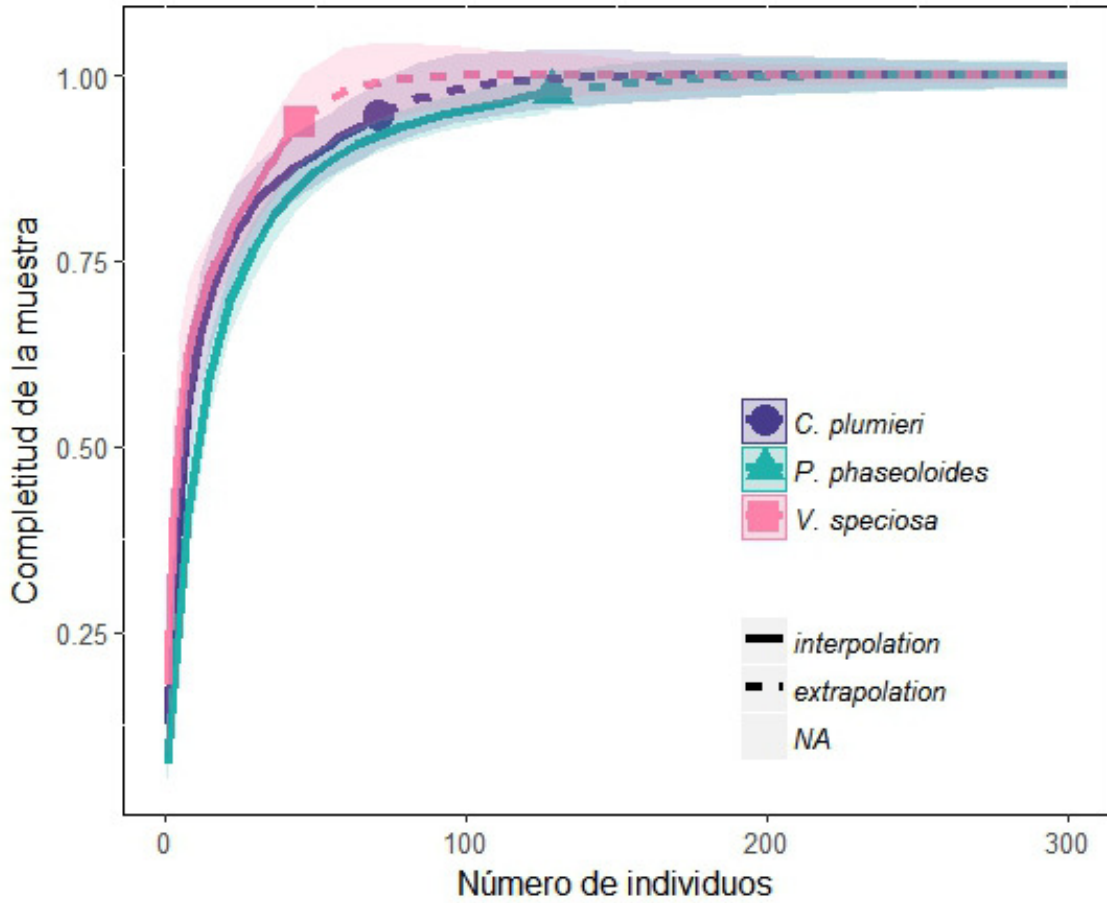


Figura 3. Rarefacción y extrapolación para las comunidades de insectos fitófagos en los 3 parches de las plantas en estudio.

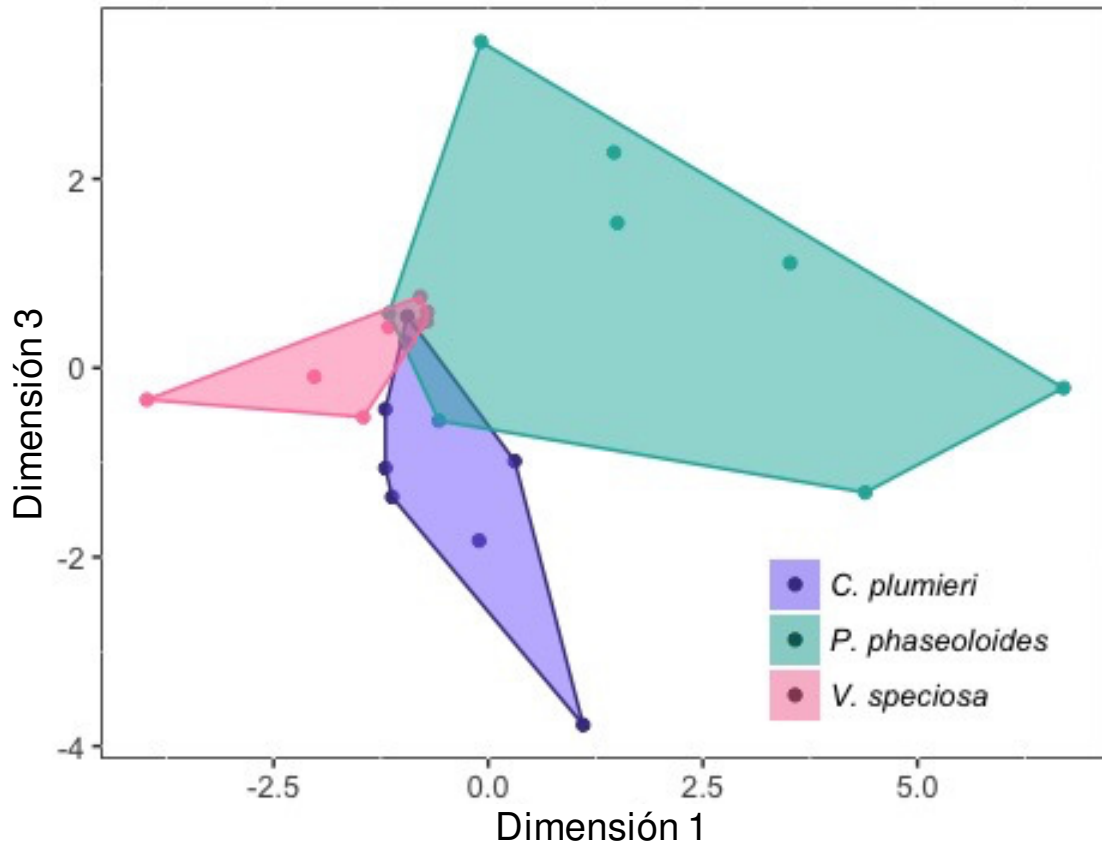


Figura 4. Distribución de las comunidades de insectos fitófagos por día de muestreo en cada planta estudiadas según un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) de las distancias euclídeas.