

Biología de Campo 2008



Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Biología de Campo 2008

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

**Golfito, Puntarenas
Enero-Febrero 2008**

Indice

Indice.....	2
Presentación del curso.....	4
Lista de participantes	5
Frases Célebres.....	6
Fotografía de grupo.....	9
Fotografías de participantes.....	10
Trabajos grupales	31
Relación del ambiente lumínico con el desarrollo de palmas de dosel	32
Diversidad y abundancia de palmas de en dos tipos de bosque del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito	38
Comparación del daño causado por herbívoros y patógenos entre especies de plantas nativas e introducidas.....	45
Variación en la diversidad y abundancia de abejas melipóninas muertas en flores de <i>Spathodea campanulata</i> Beauv. (Bignoniaceae) en relación a la distancia del bosque	51
Distribución de Morfotipos de <i>Psychotria elata</i> (Rubiaceae) en la parcela experimental de La Gamba, Golfito, Costa Rica.....	59
Observaciones de la fenología de los árboles del bosque de Golfito.....	64
El perfil idealizado del bosque en la parcela de La Fila del Naranjal	70
Variación en la diversidad y abundancia del zooplancton marino según el sitio, el tipo de red y arrastre	76
Densidad y características morfológicas de <i>Anadara tuberculosa</i> y <i>A. similis</i> (Bivalvia: Arcidae) en tres manglares de Golfito	84
¿Existe un efecto de competencia inter e intraespecífica en la selección de sitios para construcción de telas? Un caso de estudio con telas de arañas en el mantillo	96
¿Dónde construyen las arañas sus telas cerca o lejos del tronco?	101
Estudio de la calidad del agua en tres quebradas en Golfito y el efecto del sustrato y la técnica de colecta de macroinvertebrados acuáticos	107
Influencia del microhábitat y el sitio en la abundancia y diversidad de la familia Passalidae en el bosque de la Gamba y el del Naranjal (Coleoptera, Scarabaeoidea)	118
Territorialidad y función de la posición sobre hojas en <i>Archiseopsis</i> sp. (Diptera: Sepsidae)	125
Uso de puentes naturales y sustratos de forrajeo por <i>Atta cephalotes</i> (Hymenoptera: Formicidae).....	130
Efecto del uso de puentes en los senderos sobre la velocidad de forrajeo de <i>Atta</i> sp	134
Influencia de la corriente y disponibilidad de alimento en la abundancia de chinches patinadoras (Hemiptera: Gerridae).....	142
Diversidad de la herpetofauna según la disponibilidad de agua	148
Herpetofauna de mantillo comparando un bosque y un cacaotal, durante seis años.....	160
Selección de la palma <i>Asterogyne martiana</i> por el murciélago <i>Artibeus watsoni</i> (Phyllostomidae) para la construcción de tiendas	165
Trabajos Individuales	171
Diversidad de Basidiomycetes descomponedores de madera en El Naranjal y La Gamba.....	172

Determinación de la variabilidad morfológica y de la función de las gambas en especies forestales de la Fila La Gamba del Refugio de Vida Silvestre de Golfito...	183
Comparación de la diversidad y densidad de plantas en cuatro derrumbes de diferentes edades y su relación con la sucesión	192
Preferencias de las aves polinizadoras al comparar Zingiberales nativas y la especie exótica <i>Etilingera elatior</i> (Zingiberaceae)	206
Distribución de las flores y los frutos en el sotobosque de la parcela Forestal La Gamba.....	214
Efecto de la distancia al adulto más cercano en la supervivencia de plántulas de <i>Iriartea deltoidea</i> (Arecaceae)	219
Incidencia de un patógeno foliar fúngico en plántulas de <i>Peltogyne purpurea</i> Pittier (Caesalpinaceae) en relación con la cercanía a los adultos y la densidad de plántulas.	227
Aspectos demográficos de <i>Carapa nicaraguensis</i> (Meliaceae) en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito	236
Distribución de morfotipos florales y éxito reproductivo en una población de <i>Psychotria solitudinum</i> Standl. (Rubiaceae).....	245
Influencia del relleno de la nueva marina de Golfito en la comunidad bentónica de poliquetos (Polychaeta, Annelida) del manglar de Llano Bonito	251
Estructura y complejidad de telas de adultos y juveniles de <i>Wendilgarda</i> sp (Araneae: Theridiosomatidae).....	263
Comportamiento territorial de <i>Anartia fatima</i> (Lepidoptera: Nymphalidae) en un parche de Asteraceae	270
Las decisiones que toma una abeja Euglossina (Hymenoptera: Apidae) durante el día: las horas, colores y fragancias que prefieren.....	278
Evaluación del efecto antropogénico sobre la preferencia de recursos de cuatro géneros de peces de agua dulce	286
Distribución y preferencia de sitio de la sardina de río, <i>Astyanax aeneus</i> (Characidae) en una quebrada	297
Efecto de factores bióticos y abióticos en la selección de pozas por renacuajos de <i>Smilisca sordida</i> y <i>Rhinella marina</i>	305
Influencia del tamaño en el canto <i>Smilisca sordida</i> y reconocimiento de individuos según patrón de coloración dorsal	313
Dispersión de semillas por aves y murciélagos bajo árboles aislados, áreas abiertas y el borde del bosque	324
Comportamiento y sitios de forrajeo de machos y hembras del pájaro carpintero <i>Melanerpes chrysauchen</i> (Picidae)	332
Abundancia, uso de sustrato y forrajeo agrupado de aves limícolas en una playa lodosa intermareal	340

Presentación del curso

Biología de Campo es un curso diseñado especialmente para estudiantes de grado de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica. Este tiene como principal objetivo introducir el trabajo de campo en los trópicos. La metodología radica en enseñar cómo formular preguntas, enfrentando el desarrollo adecuado de diseños experimentales, así como al análisis e interpretación de la información. La filosofía del curso es el desarrollo de proyectos cortos en historia natural sin dejar de lado el diseño de estudios a largo plazo.

Por novena vez se desarrolla el curso en la región de Golfito, desde el 9 de enero al 6 de febrero del 2008. Golfito continua demostrando ser una zona de mucho provecho para este tipo de actividades puesto que permite tanto la realización de proyectos dirigidos al ambiente terrestre como al marino, sin dejar por fuera las facilidades y lo que representa estar en uno de los centros de población de la zona sur del país. Como resultado de los cursos pasados y con ayuda de los coordinadores, profesores y estudiantes que han participado es que se publicó en el 2005 el libro "Historia Natural de Golfito". Igualmente algunos de los trabajos realizados durante el curso se han publicado en revistas científicas internacionales. Esperamos que el esfuerzo de este año aporte información para futuros trabajos de este tipo y motive a otros estudiantes y profesores a participar en futuros cursos.

En total hubo 20 estudiantes; 10 de grado y 6 de licenciatura de la Escuela de Biología y 4 del Sistema de Estudios de Posgrado. Participaron 11 profesores visitantes. En Golfito la mayoría de los profesores invitados brindaron una conferencia sobre aspectos biológicos de su interés. Se contó con cuatro periodos de tres días para realizar los proyectos de grupo, dirigidos por los profesores invitados o los coordinadores o el asistente, y el resto del tiempo para que los estudiantes realizaran su proyecto individual.

En este tipo de cursos son muchas las personas que colaboran, y es por lo que deseamos agradecer a quienes hicieron posible que éste se realizara. Muy especialmente a la Dr. Virginia Solís 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 la Lic. Lucía Riba que ayudó a coordinar nuestra estancia en el Recinto de Golfito y a todo el personal de la Universidad en Golfito que hacen posible que el curso cuente con áreas para alojamiento, alimentación y trabajo, apropiadas para su buen desarrollo. A la sección de transportes que facilita la entrada y salida de profesores visitantes como de todo el grupo al principio y al final, así como del transporte en el campo. La mayoría del equipo es de la Escuela de Biología, sin embargo el Centro de Investigaciones Marinas facilita parte de éste. Muy especialmente a Magvis, Piano, Dimas, Seidy, Chepe, Jorge; y a la maravillosa cuchara de Sonia, gran amiga y compañera en todo el tiempo de estadía en Golfito.

Lista de participantes

Estudiantes:

Amandine Bourg Garita
Ana Gisella Fernandez Estrada
Ana Maria Conejo Barboza
Ana Rocio Ramirez Sanchez
Andres Camacho Alpizar
Carolina Ileana Esquivel Dobles
Dennis Jimenez Vargas
Edwin Gomez Mendez
Fernando Alberto Villanea Guevara
Ignacio Escalante Meza
Jose Javier Gomez Zeledon
Jose Pablo Jimenez Madrigal
Juan Carlos Zuñiga Peña
Juan Isaac Moreira Hernandez
Melissa Calderon Cerdas
Priscilla Palavicini Carmona
Raquel Romero Chaves
Rebecca Rivera Bialas
Sebastian De La Osa Fonseca
Wendy Carolina Solis Hernandez

Profesores invitados:

William Eberhard
Gilbert Barrantes
Stephane Boucher
Bernal Rodriguez
Alvaro Morales
Gerardo Umaña
Margarita Silva
Reinaldo Aguilar
Alfredo Cascante
Jorge Gómez Laurito
Eric Fuchs
Rodolfo Ortiz

Asistente:

Sofía Rodriguez

Colaboradores:

Eddie Camacho
Dennis

Frases Célebres

Chamaco: “¿Cuánto dura un mae bañándose? 10 minutos, 15 si se la jala....mae
Chuba cuanto dura usted bañándose? Chuba: “di como 10-15 minutos...”

Juan: “Chuba, otro día venimos para que se saque las ganas”

Eberhard: “...el hilo que va entre las bolas” (hablando de telas de araña)

Raquel: “el chinchorro se enrolla y luego se derolla”

Chubaca: “Se ponía el palo parado”

Fede: “se llenan con arroz!”

Chamaco: “mejor preguntárselo a Lolo” (Lolo= Lobo + Lalo)

Fernando: “Alguien que la estire, es que se me pone flácida” (con una cinta métrica de carpintero)

Ana Ro (en el bus): “No!, suave! Primero se bajan unos... y luego otros”

Gisella: “¿ese pájaro es un pájaro?”

Gisella (con las varillas para las redes de niebla): “uuuhhh! Que rico entró!”

Pri: “Nacho, tiene leche?”

El negro: “Giby, hable como hombre!” –Giby:” no puedo”

El negro: “Ve esa florcita que tiene ahí abajo? Tóquesela.”

Carito nos contaba su sueño en el que salía Recreo Grande-
Estupidez 1: **Wempy** : “como?... ud tiene tele en el bache?”
Estupidez mayor: **Nacho** (con tono de burla hacia Wempy) : “Daauuuuhhhh recreo
grande un jueves, seguro!!”

Carito a Amandine: “Y’iay, ‘biera miao ahí en la poza!”

Chamaco, Chuba y Nacho: “Juan, las llaves!!!!!!”

Chubaca (filosofando): “pero, entonces... qué es una poza?”

Jose Pablo:” Tuvimos un pequeño error de comunicación”

Nacho (exponiendo): “entonces poníamos la bolita en el centro de la mitad”

Sofía: “tienen que estar a tiempo por que si no el carro los deja, como a don William hoy!”

Alfredo el pianguero: “si ven un hueco misterioso métanle la mano.”

Juan: “es que aunque lo meta todo no llevo hasta el fondo” **Alfredo:** “como le dicen?, manga corta!”

Bernal en el bosque: “no me digan profe! diganme Bernal, carepicha o como quieran pero profe NO!” -**Bernal en el bar:** “tienen que invitar al profe!”

Negro: “vea a Lalo que tonto tomando una foto con la cámara de la tapa puesta!”

Priscilla: “Dennis no la meta hasta el fondo q me mata los bichitos”(recolectando insectos acuaticos)

Chubaca: “mae, pero es más rápido irse en bici que en cleta!”

Edwin: “Malparido Cañita!!!!!”

Doña Sonia a Chamaco en barrio Ureña: “Yiay, flaco, que está haciendo aquí??”

Gibi: “diay, con saliva todo entra!”

Fede a Gibi: “el pescado se frie con manteca de cerdo. Rico, para que sepa a chicharrón!”

Sofía: “¿Cómo era que se llamaba el perro, “granizado”?”

Se va la luz en el laboratorio. Regresa. 5 segundos después, **Nacho:** “Gente, ya llegó la luz!!”

Negro: “yo no puedo dormir sin cobijarme los pies”

Fede: “pero si aquí hace mucho calor”

Negro: “ ah si, yo se pero es que me da miedo que me jalen las patas”

Fernando: “Sacar pianguas es como inseminar artificialmente a un **toro!**”

Edwin: “vea la contextura de esta flor, es como de cefalópodo, como una medusa”

Ana Ro: “eso fue lo que dijo Fede”. **Nacho:** “Cuál Fede?... rico?”

El día del proyecto de pianguas:

Carito: (toda emocionada) “yo soy la especialista en sexo de esta mesa!!”

Carito (2 horas después): “yo pensaba que el sexo era divertido”

Don Rodolfo: “Hay gente tan degenerada tan degenerada que podría tomarse una cerveza a las 10 de la mañana”

Ana Ro: Nacho, a q santo hay q rezarle?? –

Nacho: Para q?

-Ana: Pa q le salga una carnita!!!!!!

Edwin (constantemente): "On ta chuwa?"

Bernal: "Edwin uno le pone hasta racumin y se lo come!"

Wempy (exponiendo en SJ): "yo propongo como una posible propuesta..."

Melissa (exponiendo en SJ): "los machos se empiezan a calentar, y una vez calientes se van a buscar a las hembras" (mariposas)

Rebeca (en la presentación): "fig. 3. Número de **cagadas**/trampa vrs tratamiento".

Ana Ro (exponiendo en SJ): "uno busca al macho más comelón para tener un **bien** hijo"

Edwin: "carito sólo tuvo 4 recapturas, igual que mí!"



Fotografía de grupo

Fotografías de participantes



Amandine



Ana María



Ana Rocío



Andrés



Carolina



Dennis



Edwin



Fernando



Guisella



Ignacio



Javier



Jose Pablo



Juan



Juan Carlos



Melissa



Priscila



Raquel



Rebeca



Sebastián



Wendy



Federico



Jorge



Eduardo



Sofía



Gilbert



William



Stephan



Bernal



Margarita



Alvaro



Gerardo



Erick



Alfredo



Jorge y Rodolfo



Eddie



Dennis



Reinaldo y el grupo de Psychotria



Los piangueros



Sonia



Federico y Laura



Pedro



Trabajos grupales

Relación del ambiente lumínico con el desarrollo de palmas de dosel

Fernando A Villanea

Coordinador: Eric Fuchs

Las plantas que crecen en condiciones pobres de luz usualmente se encuentran cerca de su punto de compensación de luz, esto es que reciben cantidades limitantes de radiación fotosintética activa (PAR por sus siglas en inglés). Según Chazdon (1985) la capacidad de intercepción de luz en palmas varía entre especies y está cercanamente relacionada con estrategias específicas de supervivencia, es decir, las especies más eficientes no son las que presentan mayor área foliar sino las que presentan un área foliar ajustable a las condiciones de luz (Chazdon 1986).

Los claros de dosel creados por la caída de un árbol son extremadamente importantes para la dinámica poblacional de especies de dosel y subdosel; de hecho se propone que la heterogeneidad proporcionada por estos claros permite la enorme diversidad de palmas de dosel en bosques tropicales (Richards y Williamson 1975; Denslow 1987). Así mismo se ha propuesto que estos claros son indispensables para el reclutamiento de estas palmas; esta idea consiste de tres hipótesis separadas: (1) La cantidad de energía solar requerida por una planta es proporcional a su tamaño; esto debido a un mayor requerimiento en biomasa para crear tejido de hojas y el soporte para estas. (2) Si la primera hipótesis es cierta, palmas de gran tamaño dependen de claros de dosel, debido a los enormes requerimientos de crear biomasa en este nivel, por lo tanto retrasarían su crecimiento hasta que tales condiciones se encuentren disponibles. (3) Especies con raíces fúlcreas no necesitan invertir en biomasa de soporte debido a la mayor estabilidad de sus tallos, por lo tanto aumentan su biomasa foliar aún en ausencia de claros de dosel (Kahn en Svenning 1999).

En términos de dispersión, hay una ventaja clara en crecer lejos de la corona de un adulto. La dispersión lejos de un adulto es la mejor oportunidad de los juveniles de encontrar áreas con alta radiación fotosintéticamente activa; como un claro. Sin embargo, la ventaja de germinar en un claro no es siempre directa, y factores como mayor facilidad de depredación y dispersión patogénica pueden disminuir seriamente la tasa de éxito de una semilla. Bajo estas circunstancias adaptaciones que permiten crecer constantemente en condiciones pobres de luz deberían ser favorecidas (Schupp 1989).

Bajo esta hipótesis nos proponemos probar dos estrategias en particular; si las especies de palmas del subdosel retrasan el crecimiento hasta el momento donde las cantidades necesarias de luz se encuentren disponibles y si el soporte mecánico dado por las raíces fúlcreas permite a estas especies aumentar su altura sin invertir en biomasa de soporte de acuerdo a las condiciones de luz fotosintéticamente activa.

Materiales y Métodos

Todos los datos se tomaron entre de enero de 2008 en las cercanías de Golfito, Península de Osa. Los datos de obtuvieron de dos localidades, El Naranjal y La Gamba. En la Gamba se trazaron cuadrículas de 5m² con espacios entre cuadrículas de 5m y En el Naranjal con espacios de 10m, para obtener un total de 24 cuadrículas por sitio. En cada cuadrícula se identifico cada individuo de más de 0.45 m de los géneros de palmas sin raíces fúlcreas *Asterogyne*, *Geonoma* y *Neonicholsonia* (datos de *Calyptrergine* y *Chamaedorea* también fueron tomados pero no fueron utilizados por bajo numero de

individuos) y de las palmas con raíces fúlcreas *Iriartea* y *Socratea*. Se tomaron datos de PAR con un medidor de radiación fotosintéticamente activa a cuatro puntos y cobertura del dosel con un densiómetro también a cuatro puntos sobre la corona (moviendo individuos altos para tomar las mediciones). Para cada individuo se tomó la altura hasta la corona y se contó el número de hojas, así como el largo de hoja y ancho de hoja; estos datos se utilizaron para calcular el área foliar/biomasa foliar.

Primero se estimó la relación entre PAR y cobertura del dosel para determinar si ambas medidas son estimadores confiables. Los datos de PAR mayores a 30 fueron excluidos del análisis debido a la baja probabilidad que representen condiciones duraderas (e.g. rayos de luz, huecos recientes). Para probar nuestras hipótesis calculamos correlaciones de Pearson, Spearman y la regresión para datos de PAR y área foliar (Chazdon 1985). Adicionalmente se realizaron los mismos cálculos entre PAR y número de hojas y largo de hoja. Se repitieron todos los análisis utilizando cobertura del dosel en vez de PAR por motivos comparativos.

Resultados

No hay relación entre la cobertura del dosel y PAR (Pearson 0.17, $p=0.12$, Spearman 0.16, $p=0.13$). Coincidentemente todos los análisis entre área foliar, número de hojas y largo de hoja utilizando cobertura del dosel probaron ser no significativos (Cuadro 1). Sin embargo utilizando PAR como estimador de la radiación lumínica disponible se encontraron resultados significativos (Cuadro 2). La radiación tiene una correlación positiva con el área foliar (Fig. 1) y el largo de hoja (Fig. 2) en *Asterogyne*, una especie sin raíz fúlcrea aunque tal correlación no es significativa en *Geonoma* o *Neonicholsonia*, otras dos especies sin raíz fúlcrea. *Iriartea* mostró una relación significativa entre cantidad de luz recibida y altura de tallo (Cuadro 3, Fig 3).

Discusión

La cobertura del dosel y PAR demostró ser no significativa demostrando que ambas técnicas miden condiciones completamente diferentes; PAR mide la cantidad de fotones presentes directamente en un punto y la cobertura mide puntos de luz directa o indirecta sobre un punto. Sin embargo utilizando PAR como estimador de la radiación lumínica disponible se encontraron resultados significativos.

Utilizando PAR como estimador de la radiación lumínica, por lo menos para *Asterogyne*, la predicción de Chazdon (1985) se cumple, y a mayor cantidad de radiación disponible hay una consiguiente inversión en biomasa y largo de hoja. Por otro lado para *Geonoma* o *Neonicholsonia* tal relación no se encontró. La principal razón para las diferencias marcadas entre especies es probablemente la gran diferencia en estrategias reproductivas entre estas. Es un sobregeneralización asumir que todas las palmas se comportan igual en sentido de inversión de biomasa. Es natural asumir que la más pequeña diferencia en estacionalidad de reproducción lleva a una diferente alocaión de biomasa. Asimismo este estudio falló en determinar el estado reproductivo de cada planta, también es natural asumir que individuos prereproductivos tengan una mayor disposición de recursos dedicados a crecimiento. En este respecto es posible que en *Geonoma* que es un conjunto de especies con una taxonomía nebulosa estemos observando una combinación de estrategias con diferencias sutiles en la ontogenia de las distintas especies (Tomlinson 1979).

Para *Iriartea* y *Socratea* asumiendo que invierten su biomasa en altura por poseer raíces fúlcreas, y a mayor luz mayor biomasa, se esperaría una relación positiva, sin embargo sólo *Iriartea* mostró una relación significativa entre cantidad de luz recibida

y altura de tallo. Este resultado podría atribuirse a que una vez más la hipótesis de Kahn (en Svenning 1999); que especies con raíces fúlcreas no necesitan invertir en biomasa de soporte por lo tanto aumentan su biomasa foliar aún en ausencia de claros de dosel, este sobregeneralizando las estrategias de crecimiento de estas dos especies. Si es cierto que ambas son subadultos, la inversión de biomasa puede ser únicamente en aumentar la corona foliar o en mantenimiento de raíces más profundas en *Socratea*. Por otro lado es posible que las condiciones de luz medidas en el momento no reflejen realmente las condiciones a lo largo del año, especialmente en meses cuando la radiación solar no es tan abundante.

Como conclusión, sugerimos que la hipótesis de Chazdon (1985) es acertada para el caso específico de *Asterogyne*, aunque nuestros datos no demuestran lo mismo para las otras dos especies. Igualmente la hipótesis de Kahn (en Svenning 1999) es acertada para el caso específico de *Iriarte* pero no es el caso para *Socratea*. Igualmente recomendamos un muestreo mayor; a lo largo del año, además de incluir otros estimadores de biomasa que reflejen más directamente la inversión de las plantas.

Agradecimientos

A Sebastián de la Ossa, Juan Carlos Zúñiga, Gisella Fernández y Melissa Calderón por la toma de datos y diseño experimental.

Bibliografía

- Chazdon R. L. 1985. Leaf display, Canopy structure, and Light Interception of two understory palm species. *American Journal of Botany* 72: 1493-1502
- Chazdon, R. L. 1986. Light Variation and Carbon Gain in Rain Forest Understorey Palms. *Journal of Ecology* 74(4): 995-1012.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Richards, P. y G. B. Williamson. 1975. Treefalls and Patterns of Understory Species in a Wet Lowland Tropical Forest. *Ecology* 56(5): 1226-1229.
- Svenning, J.-C. 1999. Microhabitat Specialization in a Species-Rich Palm Community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology* 87(1): 55-65.
- Tomlinson, P. B. 1979. Systematics and Ecology of the Palmae. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 85-107.

Cuadro 1.m Correlaciones de Pearson, Spearman y regresión para probar el efecto del porcentaje de cobertura del dosel en el área foliar, el número de hojas y la longitud de la hoja.

Cobertura del dosel vs.	Especie	Pearson		Spearman		F	Regresión	
		r ²	p	r ²	p		g.l.	p
Área foliar	<i>Asterogyne</i>	0.25	0.15	0.21	0.24	2.13	1 y 32	0.15
	<i>Geonoma</i>	-0.06	0.81	-0.01	0.96	0.06	1 y 19	0.81
	<i>Neonicholsonia</i>	0.29	0.15	0.25	0.21	2.19	1 y 24	0.15
Número de hojas	<i>Asterogyne</i>	0.09	0.59	0.04	0.83	0.29	1 y 32	0.59
	<i>Geonoma</i>	-0.05	0.84	0.31	0.17	0.04	1 y 19	0.84
	<i>Neonicholsonia</i>	0.00	0.98	-0.02	0.93	0.00	1 y 24	0.98
Longitud de la hoja	<i>Asterogyne</i>	0.15	0.39	0.02	0.91	0.77	1 y 32	0.39
	<i>Geonoma</i>	-0.07	0.76	-0.13	0.58	0.09	1 y 19	0.76

Cuadro 2: Correlación de Pearson, Spearman y regresión para probar el efecto de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) en el área foliar, en el número de hojas y en la longitud de la hoja. Los resultados significativos se encuentran marcados en gris.

Pares	Especie	Pearson		Spearman		F	Regresión	
		r ²	p	r ²	p		g.l.	p
PAR/area	<i>Asterogyne</i>	0.40	0.03*	0.32	0.09	5.05	1 y 27	0.03*
	<i>Geonoma</i>	0.40	0.08	0.22	0.34	3.48	1 y 18	0.08
	<i>Neonicholsonia</i>	0.35	0.08	0.36	0.07	3.26	1 y 23	0.08
PAR/n.hojas	<i>Asterogyne</i>	0.15	0.42	0.10	0.62	0.66	1 y 27	0.42
	<i>Geonoma</i>	0.20	0.41	0.24	0.31	0.73	1 y 18	0.41
	<i>Neonicholsonia</i>	-0.02	0.93	0.17	0.43	0.01	1 y 23	0.93
PAR/largo hoja	<i>Asterogyne</i>	0.65	0.00*	0.55	0.00*	19.48	1 y 27	0.00*
	<i>Geonoma</i>	0.32	0.16	0.26	0.26	2.11	1 y 18	0.16

Cuadro 3: Correlación de Pearson, Spearman y regresión para pares de datos PAR/altura

Pares	Especie	Pearson		Spearman		F	Regresión	
		r ²	p	r ²	p		g.l.	p
PAR/altura	<i>Iriartea</i>	0.76	0.05*	0.79	0.05*	5.05	1 y 27	0.03*
	<i>Socratea</i>	-0.38	0.31	-0.20	0.61	0.14	1 y 19	0.71
	<i>Iriartea+Socratea</i>	0.28	0.30	0.22	0.40	0.14	1 y 19	0.71

(r²=0.40, p=0.03).

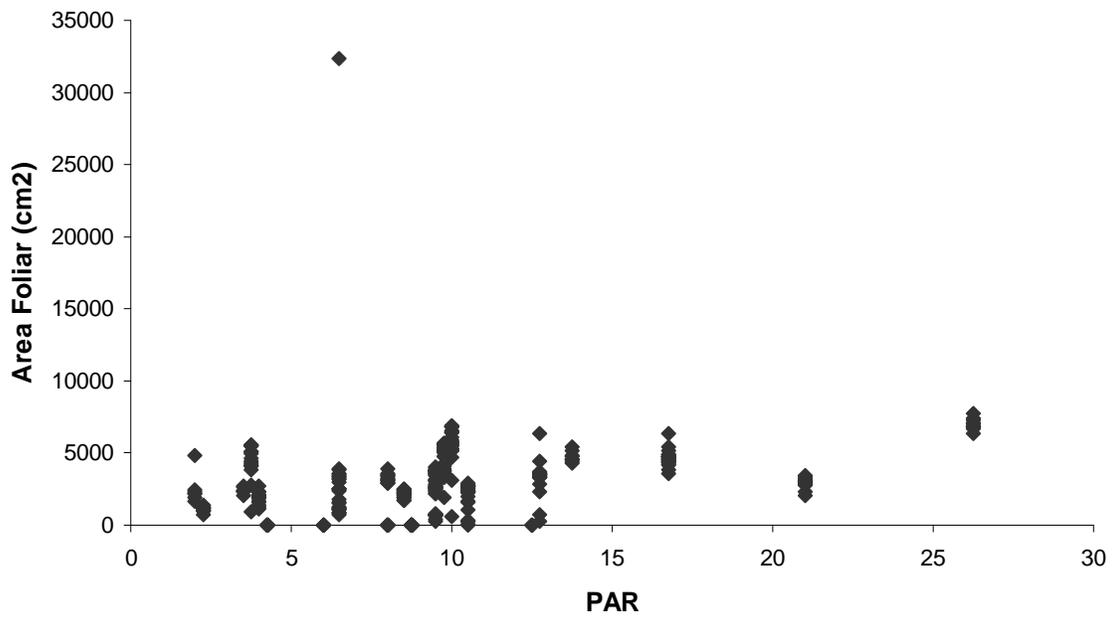


Fig. 1: Correlación entre la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y el área foliar en *Asterogyne*. $F_{1-27}=5.053$, $p=0.03$.

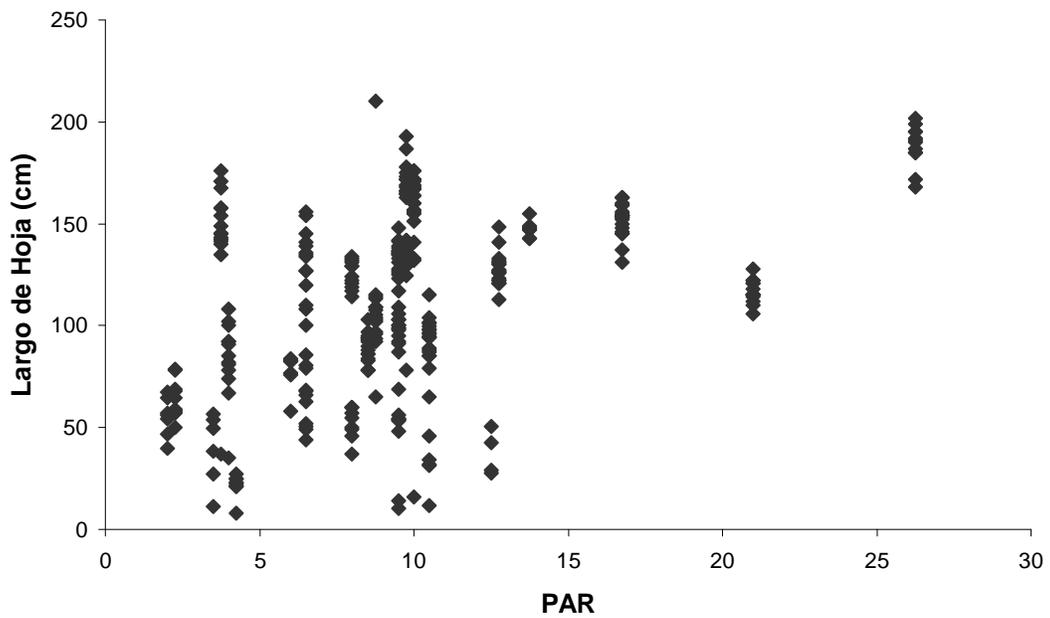


Fig. 2: Correlación entre la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y largo de hoja en *Asterogyne* ($r^2=0.65$, $p<0.05$). $F_{1-27}=19.48$, $p<0.05$

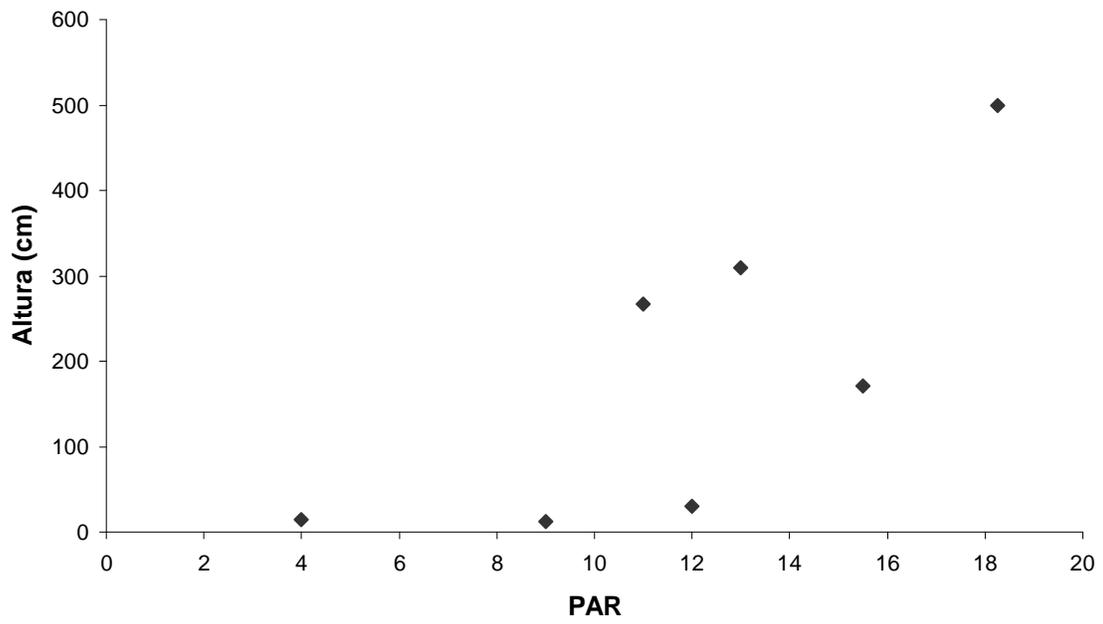


Fig. 3: Correlación entre la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y altura en Iriartea ($r^2=0.76$, $p<0.05$). $F_{1-27}=5.053$, $p=0.03$.

Diversidad y abundancia de palmas de en dos tipos de bosque del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito

Juan Isaac Moreira-Hernández

Coordinador: Alfredo Cascante

Uno de los grupos dominantes en los bosques tropicales lo constituyen las palmas de la familia Arecaceae. Es uno de los grupos de monocotiledóneas más conspicuo de los bosques tropicales, tanto en número de especies como en densidad de individuos. Su diversidad se ve afectada negativamente con la altitud (Chazdon 1987) y es mayor en bosques maduros que sitios secundarios o en regeneración (Guariguata et al. 1997).

En este grupo hay una diversidad de especies con diferentes hábitos, las hay desde las que alcanzan el dosel y el subdosel (hasta 30-35 m), hasta algunas que rara vez alcanzan más de 1 m y viven en el sotobosque tolerando bajos niveles de radiación (Kahn 1986). Han sido objeto de muchos estudios pues por ser tan abundantes en los bosques tropicales, se consideran uno de los principales grupos de plantas que caracterizan a estos ecosistemas. En un bosque tropical maduro típico como el de la Estación Biológica La Selva las palmas pueden llegar a constituir hasta un 30% de las plantas del sotobosque e incluso un 10% de las especies leñosas de DAP>5 cm (Clark et al. 1995).

La distribución de las plantas en un bosque obedece a varios factores, entre los más importantes están: la cercanía de fuentes de semillas, la dispersión de las mismas y la preferencia de cada especie por un rango de condiciones ambientales determinadas. Sin embargo, se sabe que la mayoría de las especies del trópico tienen una plasticidad notable para adaptarse a condiciones que no necesariamente sean las óptimas pero que les permitan un desarrollo suficiente como para que persista una población estable a través del tiempo (Asquith 2002). Se cree que este puede ser un mecanismo importante para permitir la coexistencia de un gran número de especies de plantas en los bosques tropicales y mantener así la alta diversidad que los caracteriza.

El presente trabajo tiene como objetivo describir la comunidad de palmas presentes en dos tipos de bosque con diferente grado de alteración pertenecientes al Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. Así también se pretende determinar si algunas variables ambientales difieren entre ambos sitios, y si estas diferencias permiten explicar disimilitudes en la abundancia y la diversidad de las palmas en ambos sitios.

Materiales y métodos

El estudio se realizó durante los días 29, 30 y 31 de enero de 2008, en los sectores conocidos como El Naranjal y La Gamba, en el Refugio Natural de Vida Silvestre Golfito ubicado en el Pacífico Sur de Costa Rica. El Naranjal es un bosque secundario alterado que actualmente se encuentra en regeneración, mientras que La Gamba es un bosque más maduro. En ambos sitios se realizaron hileras de parcelas de 10 metros de largo por 5 de ancho, que luego se dividieron en cuadrículas contiguas de 5x5 m. En total se hicieron 24 parcelas en cada sitio y se muestrearon solamente 12 de ellas alternando las filas, para un total de 24 cuadrículas muestreadas por sitio.

En cada cuadrícula se contaban todas las palmas presentes y se identificaron al menos hasta género. Se tomaron datos de porcentaje de cobertura de dosel con un densiómetro haciendo cuatro mediciones en el centro de la cuadrícula, cada una correspondiente a un punto cardinal. Se realizaron también 5 mediciones de pendiente que luego se promediaron, dos en los costados, una en el centro y dos en diagonal esquina-esquina, utilizando un clinómetro. También se tomaron cuatro medidas de la profundidad del suelo, una en cada esquina de la cuadrícula; y luego se promediaron.

Con los valores obtenidos para las variables ambientales se hicieron categorías para determinar el efecto de cada variable en la abundancia de las especies. Esto se debió hacer pues los valores fueron tomados por cuadrícula, no por individuo. Las categorías se hicieron dividiendo la diferencia entre el valor más alto y el más bajo de cada variable, en tres rangos equivalentes. Las comparaciones se realizaron mediante pruebas de X^2 entre las especies de cada sitio que tuvieran valores esperados mayores a uno.

Resultados

Se encontraron un total de 467 individuos en ambos sitios, pertenecientes a 10 especies. En El Naranjal se obtuvo un total de 123 individuos, mientras que en La Gamba se obtuvo un total de 344 individuos. Así también, en El Naranjal se encontraron menos especies que en La Gamba, con 6 y 9 especies respectivamente (Cuadro 1). Las especies más abundantes en El Naranjal fueron *Geonoma* sp. e *Iriartea deltoidea*, mientras que en La Gamba dominaban *Asterogyne martiana* y *Welfia regia* (Cuadro 1). Ambos sitios mostraron una similitud del 50% según el índice de Jaccard.

Los valores promedio de las variables ambientales medidas en ambos sitios fueron diferentes (Cuadro 2). Se encontraron diferencias en la distribución de las especies más abundantes de El Naranjal dentro de las categorías de pendiente ($X^2 = 10.987$, $gl = 4$, $p < 0.05$; Fig. 1), así como también para las especies de La Gamba ($X^2 = 20.042$, $gl = 8$, $p = 0.01$; Fig. 2). En La Gamba se encontró que la distribución de las especies no era homogénea dentro de las categorías de cobertura de dosel ($X^2 = 43.413$, $gl = 8$, $p < 0.0001$; Fig. 3). En el Naranjal todos los valores obtenidos de cobertura de dosel se ubicaron dentro de la tercera categoría, por lo que se excluyó del análisis.

Pese a que en El Naranjal se obtuvieron valores de profundidad del suelo menores que en La Gamba y se ubicaron únicamente en las dos primeras categorías, se encontró un efecto de esta variable en la abundancia de las especies más abundantes del Naranjal ($X^2 = 9.610$, $gl = 4$, $p < 0.05$; Fig. 4), así como también las de la Gamba ($X^2 = 69.123$, $gl = 8$, $p < 0.0001$; Fig. 5).

Discusión

Las comunidades de plantas de los bosques tropicales responden al conjunto de condiciones ambientales presentes en los mismos, y por ello bosques con diferente grado de alteración albergan comunidades distintas (Montufar y Pintaud 2006). Las diferencias encontradas en las variables ambientales entre ambos sitios pueden explicar parcialmente las diferencias en la abundancia y composición de especies en ambas comunidades de palmas. El hecho de que El Naranjal sea un bosque con un mayor grado de alteración que La Gamba, así como también las diferencias en las variables ambientales explican la baja similitud encontrada entre ambos sitios, los cuales comparten la mitad de sus especies (Cuadro 1).

Dentro de las variables ambientales consideradas, la pendiente mostró que palmas como *Iriartea*, *Geonoma*, *Asterogyne* y *Welfia* tienen una distribución sesgada por este factor. *Asterogyne* muestra una clara preferencia por la pendiente leve, lo cual podría deberse a que el tallo de esta especie no es muy rígido (Henderson 2002) y podría no darle el soporte adecuado a la corona de hojas (muy desarrollada; Chazdon 1985) en una pendiente moderada o fuerte. *Iriartea* en el Naranjal y *Welfia* en la Gamba tuvieron mayor número de individuos en pendientes moderadas, pero estas palmas arborescentes tienen tallos muy desarrollados que les permiten soportar el peso de la corona de hojas incluso bajo condiciones de pendiente muy fuertes, *Iriartea* además presenta un cono de raíces fúlcneas que le da soporte extra al tallo (Henderson 2002). *Geonoma* por su parte es una palma pequeña cuyo tallo es subterráneo (Chazdon 1985) por ello quizá no sufre de mucho estrés en condiciones de pendiente moderada o fuerte, y puede establecerse adecuadamente en esas condiciones.

La cobertura de dosel mostró que en la Gamba *Asterogyne* y *Welfia* tienen una preferencia por crecer en sitios con un dosel más cerrado. *Welfia* es una palma arborecescente de lento crecimiento, e incluso inicia el crecimiento longitudinal del tallo hasta haber desarrollado por completo su corona de hojas (Svenning 1999), mientras que *Asterogyne* es una palma de sotobosque que se conoce muy bien por su tolerancia a la sombra (Chazdon 1985). En el Naranjal quizá ocurre un patrón similar con *Geonoma*, también tolerante a la sombra (Chazdon 1985). Pero no fue posible evaluarlo debido a que todos los valores de pendiente se ubicaban en una única categoría.

Las diferencias encontradas en la abundancia de las especies según la profundidad del suelo también muestran un patrón de distribución. En el Naranjal *Geonoma* e *Iriartea* son más abundantes en zonas donde el suelo es poco profundo, lo cual quizá no se deba a la preferencia de estas especies sino más bien al sitio, pues al ser el Naranjal un bosque en una fila, los deslizamientos pueden ser frecuentes y esto influye en la profundidad del suelo (Asquith 2002). En la Gamba por otro lado, *Welfia* y *Asterogyne* sí prefieren suelos más profundos, con una tendencia a una profundidad moderada. Esto se puede deber al hecho de que estas especies prefieren sitios de poca o moderada pendiente, donde el suelo no sufre tanto lavado ni deslizamientos y mantiene una profundidad mayor.

Este estudio demuestra que ambos tipos de bosque del Refugio de Fauna Silvestre Golfito, muestran un conjunto distinto de condiciones ambientales que permite el establecimiento de diferentes comunidades de palmas. Esta variación drástica de las condiciones ambientales dentro de un ecosistema que parece uniforme, es una de las razones que explican la alta diversidad de especies del bosque tropical. Para finalizar, es importante recalcar que las variables ambientales consideradas en este estudio, no son las únicas que podrían influir en la composición y estructura de la comunidad de palmas de ambos sitios.

Bibliografía

- Asquith, N.M. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. En: Guariguata, M.R. y G.H. Kattan. (eds). *Ecología y Conservación de los Bosques Tropicales*. Ediciones Libro Universitario Regional (LUR), Cartago, Costa Rica. Pp. 377-406
- Chazdon, R.L. 1985. Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. *American Journal of Botany* 72:1493-1502.
- Chazdon, R.L. 1987. The Palm Flora of Braulio Carrillo National Park Costa Rica. *Brenesia* 28: 107-116.

- Clark, D.A., D.B. Clark, M.R. Sandoval y C.M.V. Castro. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distribution of tropical rainforest palms. *Ecology* 76: 2581-2594.
- Guariguata, M.R., R.L. Chazdon, J.S. Denslow, J.M. Dupuy y L. Anderson. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132: 107-120.
- Henderson, A. 2002. *Evolution and Ecology of Palms*. The New York Botanical Garden Press. 259 p.
- Kahn, F. 1986. Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. *Biotropica* 18:214-218.
- Montufar, R. y J.C. Pintaud. 2006. Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian terra firme palm communities. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151:127-140.
- Svenning, J.C. 1999. Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuní Nacional Park, Amazonian Ecuador: are the treefall gaps important? *Journal of Tropical Ecology* 15:355-366.
- Vandermeer, J.H., J. Stout y G. Miller. 1975. Growth rates of *Welfia georgii*, *Socratea durissima* and *Iriartea gigantea* under various conditions in a tropical rain forest in Costa Rica. *Principes* 18:148-154.

Cuadro 1. Número de individuos de palmas encontrados en los dos sitios de estudio.

Especie	El Naranjal	La Gamba
<i>Asterogyne martiana</i>	3	171
<i>Bactris</i> sp.	3	2
<i>Calyptrogyne</i> sp.	0	5
<i>Chamaedorea</i> sp.	1	2
<i>Cryosophila</i> sp.	0	1
<i>Geonoma</i> sp.	39	23
<i>Iriartea deltoidea</i>	44	24
<i>Neonicholsonia watsonii</i>	33	0
<i>Socratea exorrhiza</i>	0	20
<i>Welfia regia</i>	0	96

Cuadro 2. Valores promedio (\pm error estándar) de la cobertura de dosel, la profundidad del suelo y la pendiente.

Sitio	Cobertura (%)	Prof. Suelo (cm)	Pendiente (grados)
El Naranjal	91,5 \pm 0,8	20,4 \pm 0,7	22,9 \pm 1,6
La Gamba	81,2 \pm 3,3	27,8 \pm 1,1	30,5 \pm 3,2

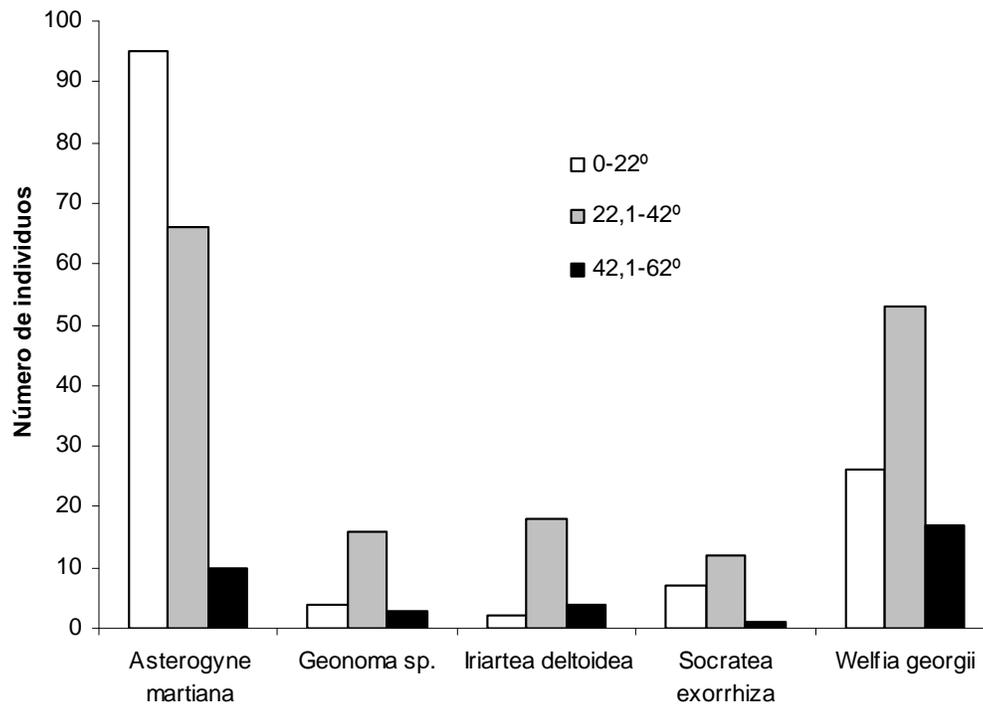


Fig. 1: Número de individuos de las especies dominantes de palmas en El Naranjal según las categorías de pendiente.

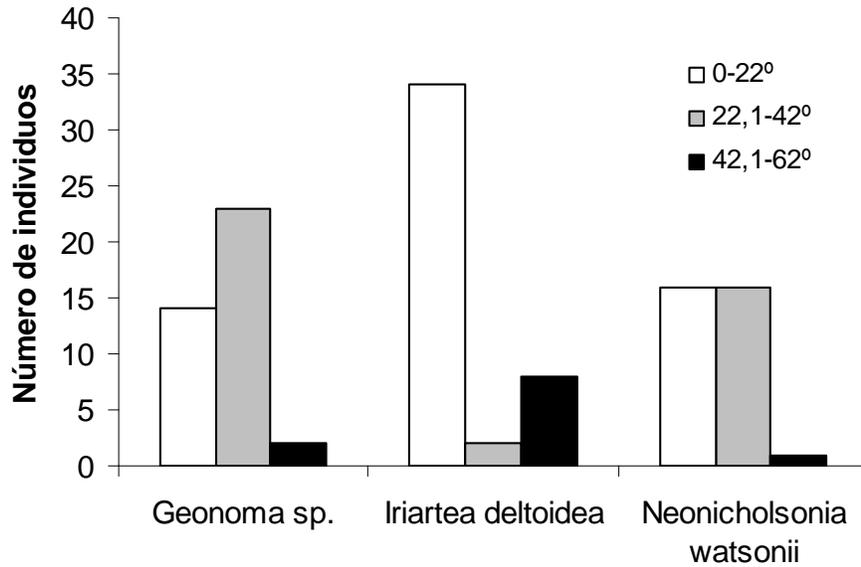


Fig. 2: Número de individuos de las especies dominantes de palmas en La Gamba según las categorías de pendiente.

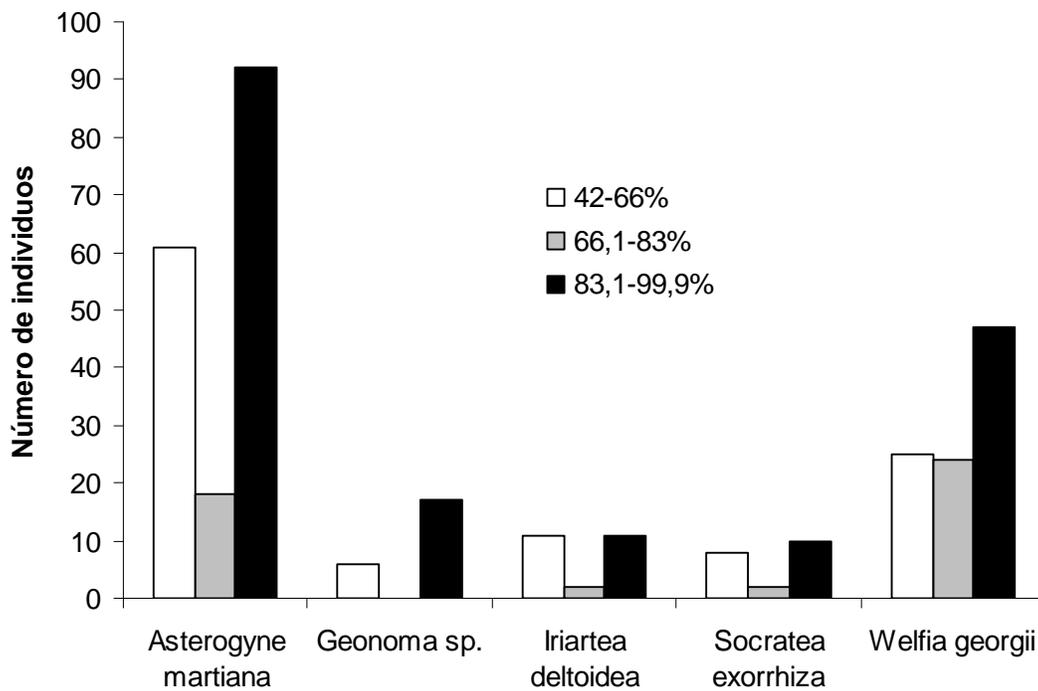


Fig. 3: Número de individuos de las especies dominantes de palmas en La Gamba según las categorías de porcentaje de cobertura de dosel.

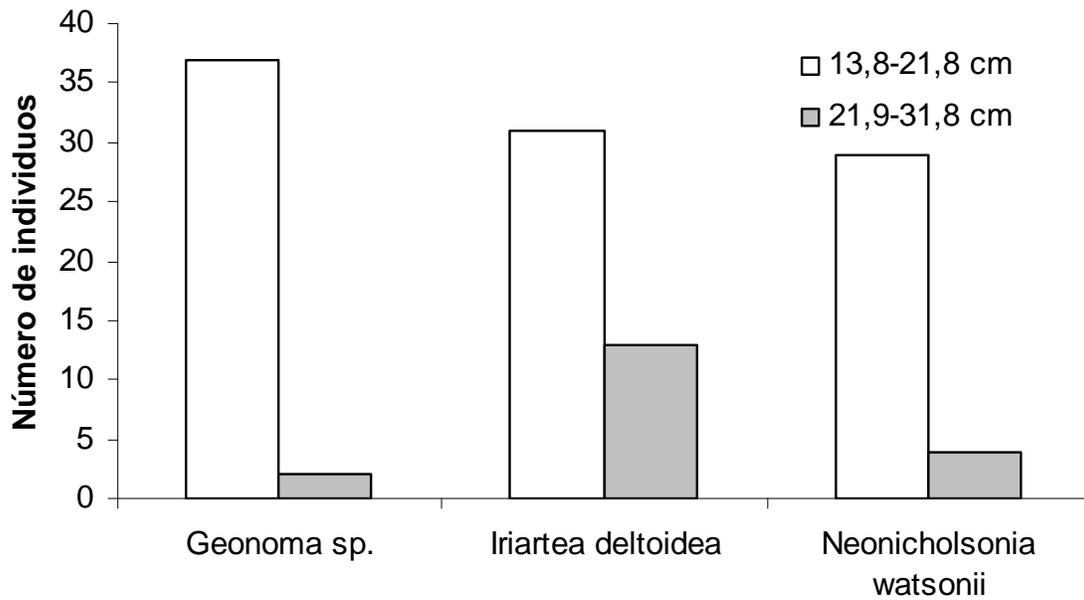


Fig. 4: Número de individuos de las especies dominantes de palmas en El Naranjal según las categorías de profundidad del suelo.

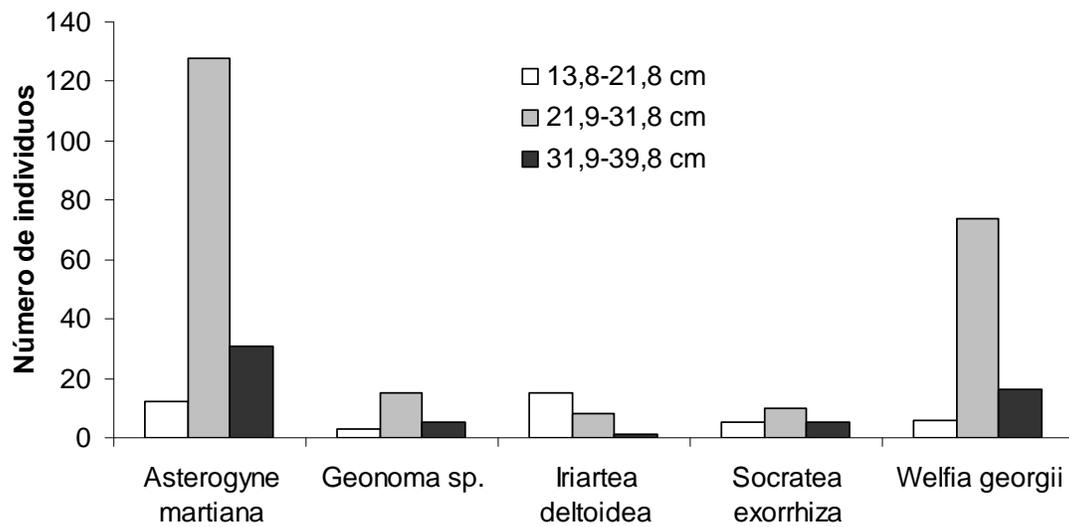


Fig. 5: Número de individuos de las especies dominantes de palmas en La Gamba según las categorías de profundidad del suelo.

Comparación del daño causado por herbívoros y patógenos entre especies de plantas nativas e introducidas

Javier Gómez-Zeledón

Coordinador: Eduardo Chacón

La invasión de plantas exóticas está amenazando la biodiversidad y alterando las propiedades y procesos fundamentales de los ecosistemas alrededor del mundo. El escape de insectos herbívoros nativos se cree que es una de las primeras causas que contribuyen a una invasión exitosa de muchas plantas introducidas (Rogers & Siemann 2004). Este argumento se basa en el supuesto de que, si los enemigos especialistas presentes en su ámbito natural están ausentes del área al que fueron introducidas, las invasoras encontrarán menos, o solamente enemigos generalistas, y estos tendrán un impacto relativamente menor, permitiendo a la población crecer (Stastny *et al.* 2005).

Para que una especie de planta sea demográficamente exitosa en una región nueva, debe ser transportada desde su sitio de origen a esa área, colonizarla, sobrevivir y reproducirse, para luego dispersarse ampliamente. Cada una de estas etapas representa un filtro ecológico a través del cual las plantas introducidas deben pasar. Estos mismos filtros actúan sobre sus enemigos naturales, organismos mutualistas y competidores de su área de origen (Mitchel *et al.* 2006).

La alta habilidad competitiva de especies exóticas ha sido propuesta como un factor clave que permite una invasión exitosa por parte de estas plantas, y la exclusión competitiva por parte de las especies de plantas nativas parece ser el mayor efecto que resiste las invasiones exóticas (Vila & Weiner 2004). Las plantas con una mayor habilidad competitiva usualmente poseen características de resistencia a herbívoros, como mal sabor, consistencia dura, alta cantidad de tricomas o almacenan compuestos secundarios (Gurevitch *et al.* 2002). Las plantas frecuentemente despliegan una variación genética entre y dentro de las poblaciones para las características que influyen en la preferencia de los insectos por las mismas. Las características de resistencia pueden ser en muchos casos fenotípicamente plásticas, cambiando en respuesta a factores bióticos o abióticos. La herbivoría es particularmente importante en lo que a esto respecta, ya que las plantas frecuentemente responden al daño causado por los insectos induciendo resistencia (disminuyendo la calidad de la planta) o susceptibilidad (aumentando la calidad de la planta) (McGuire & Jonson 2006).

Con la homogenización biótica incrementándose de forma global, estudios que examinen el efecto de herbívoros en plantas nativas e introducidas, es esencial para entender la influencia de la invasión de especies exóticas en la dinámica de la comunidad y en la función del ecosistema (Rogers & Siemann 2004). El objetivo del presente trabajo es comparar la intensidad de herbivoría y el número de insectos patógenos en dos especies nativas y dos introducidas.

Materiales y Métodos

El muestreo se realizó los días 30 y 31 de enero del 2008, en los alrededores de la quebrada de la Lechería y la Quebrada Cañaza respectivamente, ubicadas en los alrededores del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. En la quebrada de la Lechería se seleccionaron dos Fabáceas, *Pueraria phaseoloides*, especie introducida proveniente de Asia y *Entada gigas*, especie nativa. En estas plantas se recolectaron al azar 30 hojas; estas se revisaron para cuantificar el número de diferentes tipos de

daños, causados por herbívoros y por patógenos. En la quebrada Cañaza se escogieron dos especies de la familia Acanthaceas, *Sanchezia parvibracteata*, especie introducida de Suramérica, y *Aphelandra golfodulcensis*, especie nativa, de las que se tomaron 45 hojas de cada una para realizar el mismo análisis. Las hojas seleccionadas de las 4 especies se llevaron al laboratorio para cuantificar la cantidad de herbivoría. Las plantas dentro de cada familia se seleccionaron debido a que contaban con un hábito muy similar; las Fabáceas contaban con un hábito trepador, mientras que las Acantáceas eran plantas pequeñas de sotobosque.

Para determinar la preferencia de los herbívoros por plantas nativas o exóticas se encerraron grillos y saltamontes (Orthoptera) en 7 bolsas plásticas. En cada bolsa se echaron 3 hojas (hojas compuestas con varios foliolos) de *E. gigas* y 3 hojas de *P. phaseoloides*. Después de 28 horas se sacaron los grillos y se fotografiaron las hojas. El porcentaje de herbivoría se obtuvo mediante el programa Image Tool (Wilcox *et al.* 2002).

Se utilizó una prueba binomial para determinar si existían diferencias en el número de tipos de daño que presentaban las plantas nativas contra las introducidas. Para comparar los porcentajes de daño por herbívoros y patógenos dentro de la misma familia se utilizó una U de Mann Withney, tanto con las hojas recolectadas en el campo como para las hojas que estaban con los grillos.

Resultados

Se determinaron un total de 6 tipos de daño para las cuatro especies en estudio distribuidos como se muestra en el cuadro 1. Al comparar el número de tipos de daños entre las Fabáceas, se observó que era mayor el número de tipo de daños para la especie nativa, pero la diferencia no fue significativa (Prueba binomial, $p=0.09$). Sin embargo para las Acantáceas el número de tipos de daño fue significativamente mayor en la especie nativa que en la introducida, al utilizar la misma prueba ($p=0.02$).

Al analizar el porcentaje de daño (herbívoros y patógenos) en las especies de acantáceas, se observó que este era mayor en la especie nativa ($U=190$, $n_1=30$, $n_2=30$, $p<0.001$) (Fig. 1). En las fabáceas no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de daño entre la especie nativa y la especie exótica ($U= 393$, $n_1=30$ $n_2=31$, $p=0.304$) (Fig. 2).

En cuanto a las hojas encerradas con los grillos, las de la especie introducida (*P.phaseoloides*) presentaron un mayor porcentaje de herbivoría que las de la especie nativa (*E. gigas*) ($U= 66$, $n_1=18$ $n_2=18$, $p<0.05$).

Discusión

El diseño de un experimento en el que una especie exótica de interés es pareada con otra especie similar nativa puede proveer un mejor entendimiento de los mecanismos responsables de la invasión de especies exóticas (Roger & Siemann 2004). La selección de las especies es un factor de suma importancia y se recomienda que sean del mismo género. En el presente estudio las especies pareadas no pertenecían al mismo género, sin embargo eran de la misma familia, y poseían un hábito similar, lo que hace que sean ecológicamente similares y posibilita la comparación (Roger & Siemann 2004).

Según los datos de campo de este estudio, las plantas nativas presentan tanto un mayor número de daños, como una mayor frecuencia de los mismos que las plantas introducidas (en Fabáceas la diferencia no fue tan marcada). Esto concuerda con la

teoría del escape de los enemigos nativos que sostienen varios autores (Agrawal *et al.* 2005; Stastny *et al.* 2005; Mitchel *et al.* 2006). Vila y Weiner en el 2004 mencionan que la selección de las planta invasoras y las especies nativas en los estudios que se han llevado a cabo, no han realizadas al azar, y que los datos podrían estar sesgados hacia invasores altamente competitivos, y nativas que son más débiles que los invasores, el cual es otro aspecto a considerar.

Stastny y colaboradores (2005) encontraron que algunas plantas introducidas presentan un mayor vigor y mejores características estructurales y reproductivas en el nuevo hábitat que en su lugar de origen. Además de esto estas plantas también presentan una mayor cantidad de sustancias químicas de defensa. Estos resultados indican que es posible que plantas introducidas que evolucionaron en ambientes con poca disponibilidad de recursos, se desarrollen de una mejor forma en sitios con mejores características físicas como suelo, humedad y temperatura.

Si con el paso del tiempo, una especie exótica evoluciona en una disminución de las defensas químicas debido a la falta de herbívoros que la ataquen, los herbívoros locales podrían empezar a reconocer y utilizar la especie exótica como una alternativa fuente de alimento (Roger & Siemann 2004). Esta podría ser la causa por la que el porcentaje de herbivoría fue mayor en *P. phaseoloides* que en *E. gigas*. Sin embargo también podría deberse a características mecánicas de la hoja, ya que la hoja de *E. gigas* presentaba una cutícula más gruesa que su contraparte introducida, y esto pudo haber hecho que los grillos se alimentaran más fácilmente de ella.

En un estudio similar, Agrawal y Kotanen (2003) reportan que en 11 de los 15 pares de plantas examinadas se obtuvo un mayor daño por herbivoría en las plantas introducidas que en las nativas. Estos datos van en contra de la teoría del escape de los enemigos naturales, y los autores mencionan que se hace necesario estudiar un mayor rango de enemigos de las plantas como ladrones de semillas, hongos y virus que no eran posibles de detectar en este tipo de análisis. Sobre este mismo asunto, Shea y Chesson en el 2002 mencionan que el hecho de que las plantas exóticas sean menos capaces que las nativas de escapar a la herbivoría, indica que las plantas nativas están mejor adaptadas a la fauna herbívora local. Estos datos nos hacen volver la vista hacia otras áreas de estudio para tratar de entender que factores son los actúan para favorecer a las plantas exóticas y permitirles que se vuelvan invasoras.

El escape de múltiples enemigos de distintos gremios, desde bacterias hasta artrópodos pocas veces se encuentra correlacionado positivamente, reduciendo potencialmente la habilidad de las plantas invasoras de librarse de todos sus antagonistas. La magnitud y la dirección del escape de los enemigos varían en el tiempo y el espacio, por lo que las fluctuaciones en recursos son factores determinantes en la susceptibilidad de un ambiente a la invasión. El efecto neto de estas interacciones puede crear una “ventana para la oportunidad de invasión”, momento en el que las especies introducidas toman avances en las comunidades nativas (Agrawal *et al.* 2005).

Las invasiones de especies de plantas exóticas son un problema ambiental grande y creciente con tremendos costos. Existe una urgente necesidad de comprender mejor los mecanismos responsables de la invasión de plantas exóticas, así como el desarrollo de estrategias de manejo efectivas para disminuir su efecto en las especies de plantas y los ecosistemas en peligro (Roger & Siemann 2004).

Bibliografía

- Agrawal, A.A. & P.M. Kotanen. 2003. Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters*. 6: 712-715.
- Agrawal, A.A., P.M. Kotanen, C.E. Mitchell, A.G. Power, W. Godsoe & J. Klironomos. 2005. Enemy release? An experiment with congeneric plant pairs and diverse above- and belowground enemies. *Ecology* 86: 2979-2998.
- Gurevitch, J., S.M. Sheiner & G.A. Fox. 2002. *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Massachusetts. 523 pp.
- McGuire, R.J. & M.T.J. Johnson. 2006. Plant genotype and induced responses affect resistance to herbivores on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecological Entomology* 31: 20-31
- Mitchel, C.E., A.A. Agrawal, J.D. Bever, G.S. Gilbert, R.A. Haufbauer, J.N. Klironomos, J.L. Maron, W.F. Morris, I.M. Parker, A.G. Power, E.W. Seabloom, M.E. Torchin & D.P. Velásquez. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*. 9: 726-740.
- Roger, W.E. & E. Siemann. 2004. The Role of Insect Herbivores in Exotic Plant Invasions: Insights Using a Combination of Methods to Enhance or Reduce Herbivory. En: Weisser, W.W. & Siemann (Eds.) *Ecological Studies*, Springer-Verlag Berlin Hiedelberg. Cap. 16. Vol 173.
- Shea, K. & P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.*, 17: 170-176.
- Stastny, M., U. Schafner & E. Elle. 2005. Do vigour of introduced populations and escape from specialist herbivores contribute to invasiveness? *Journal of Ecology*. 93: 27-37.
- Vila, M. & J. Weiner. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? – evidence from pair-wise experiments. *OIKOS*. 105: 229-238.
- Wilcox, D., B. Dove, D. McDavid & D. Greer. 2002. UTHSCSA Image Tool for Windows. Version 3.00. University of Texas Health Science Center, San Antonio.

Cuadro 1. Número y tipos de daño presentes en las hojas de las cuatro especies analizadas; Golfito, 2008. (* especies nativas)

Especies	Tipos de daño					
	comido	raspador	come venas	agallas	minador	hongo
<i>Aphelandra golfodulcensis</i> *	1	1	1	1		2
<i>Sanchezia parvibracteata</i>	1					
<i>Entada gigas</i> *	1	1			1	2
<i>Pueraria phaseoloides</i>	1	1		1		

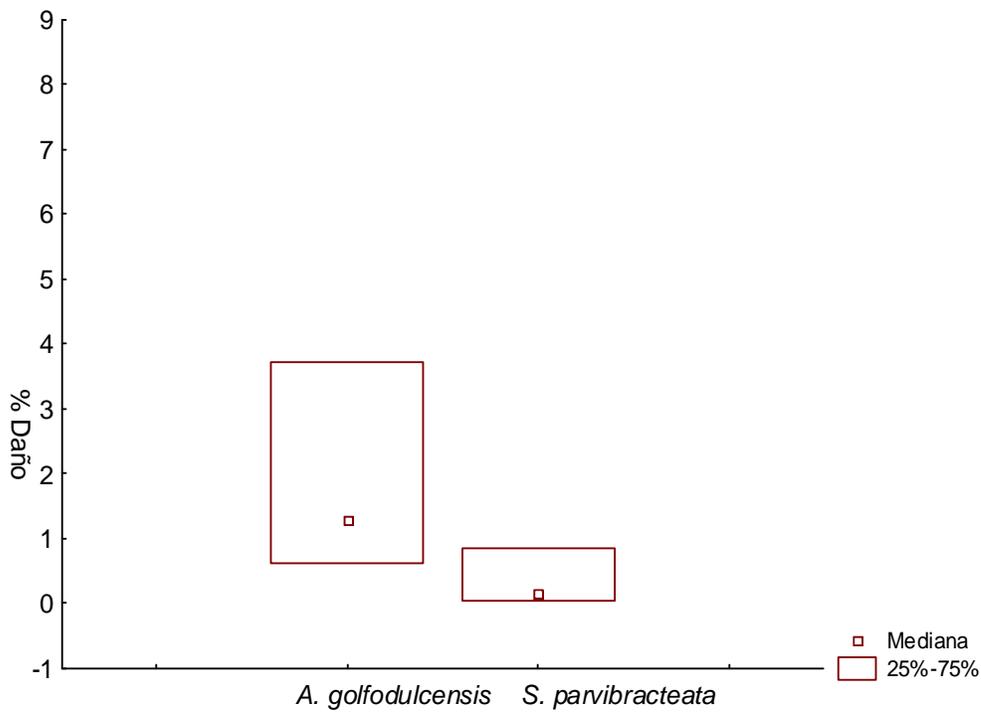


Fig. 1: Mediana y cuartiles para el porcentaje de daño de las especies de Acanthaceae, *A. golfodulcensis* (nativa) y *S. parvibracteata* (introducida); Golfito, 2008.

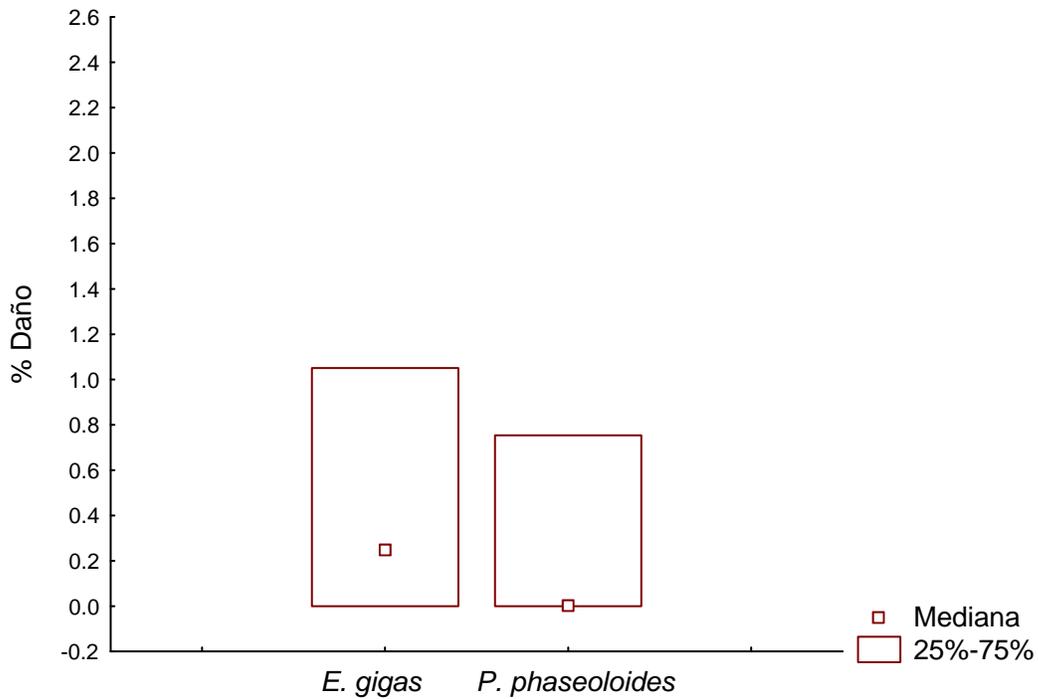


Fig. 2: Mediana y cuartiles para el porcentaje de daño de las especies de Fabaceae, *E. gigas* (nativa) y *P. phaseoloides* (introducida); Golfito, 2008.

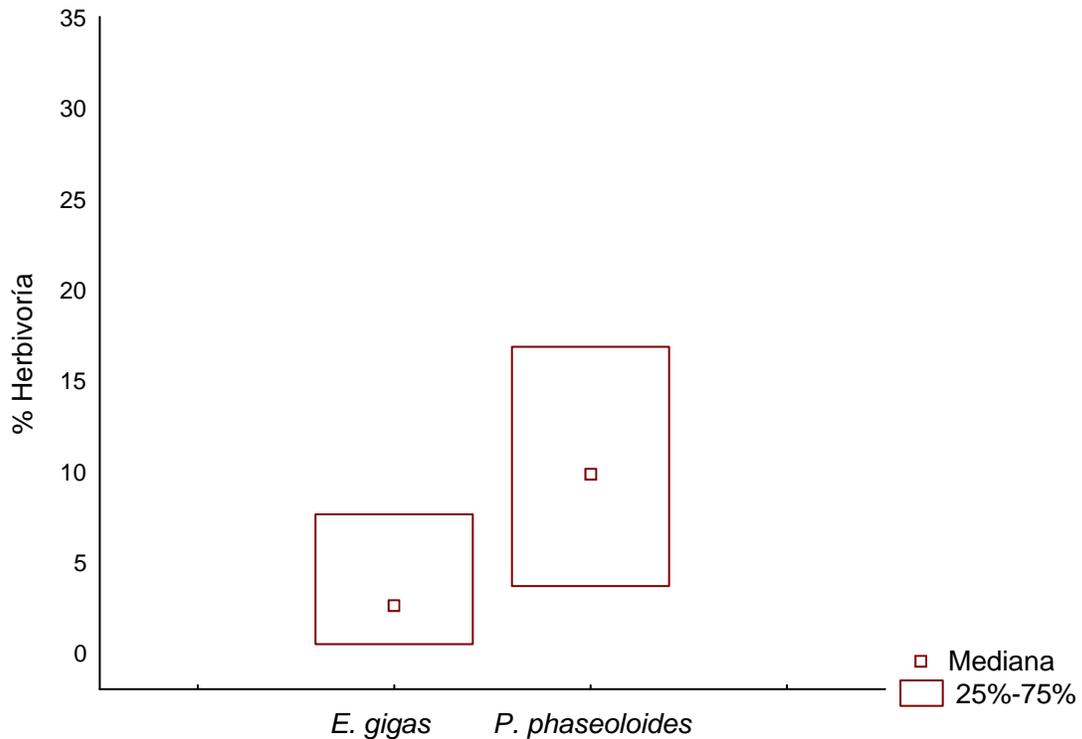


Fig. 3: Mediana y cuartiles para el porcentaje de herbivoría en las hojas de las Fabáceas, *E. gigas* (nativa) y *P. phaseoloides* (introducida) colocadas en bolsas con grillos; Golfito, 2008.

Variación en la diversidad y abundancia de abejas melipóninas muertas en flores de *Spathodea campanulata* Beauv. (Bignoniaceae) en relación a la distancia del bosque

Dennis Jiménez

Coordinador: Eduardo Chacón

Las interacciones entre plantas y polinizadores en los bosques tropicales de tierras bajas presentan una organización y estructura muy compleja al nivel de comunidades, formando una red enmarañada de relaciones. Estas relaciones planta-animal pueden ser muy íntimas (ej. mutualismo), a tal punto que efectos negativos sobre uno de los participantes genera un efecto similar en el otro; y por último, un desbalance en toda la red. Por lo tanto, el estudio de las alteraciones en estas interacciones es muy importante en biología de la conservación, para mantener la estabilidad de las comunidades y la biodiversidad (Bawa 1990; Fontaine *et al.* 2006). Dentro de esta red, las abejas representan un alto porcentaje en la comunidad de polinizadores (~50%) (Bawa 1990).

Las especies invasoras son aquellas que se establecen en un sitio y se dispersan rápidamente, amenazando ecosistemas, hábitats y/o especies. La mayoría de especies invasoras son no-nativas, siendo introducidas en su mayoría por el ser humano en un área fuera de su distribución natural. Las especies invasoras son consideradas la segunda amenaza global a la biodiversidad, después de la destrucción del hábitat (Strauss *et al.* 2006; Sierra 2007). La invasión es generalmente disparada por disturbios relacionados a actividades humanas (en su mayoría) y/o es promovida por un espacio libre de enemigos que crea las condiciones apropiadas para el establecimiento. Los impactos de las especies son variados: las especies nativas pueden verse amenazadas por la proliferación de depredadores o competidores; puede cambiar la disponibilidad de recursos (nutrientes, luz, oxígeno); las invasoras pueden causar el desplazamiento de competidores nativos y la disrupción de sus interacciones; puede aumentar la dispersión de enfermedades y parásitos; la constitución genética de especies nativas puede verse afectada (ej. pérdida de genotipos, introgresión de genes). Una alta proporción de plantas invasoras son altamente generalistas, por lo tanto, su interacción con otras especies nativas puede ser central en la modificación en la estructura de las redes de interacción planta-polinizador (Sierra 2007; Stinson *et al.* 2006; Aizen *et al.* 2008).

La llama del bosque (*Spathodea campanulata* Beauv., Bignoniaceae), es una planta originaria de la costa occidental de África, su área de distribución atraviesa la línea ecuatorial desde latitud 12°N hasta 12°S. *S. campanulata* ha sido introducida y naturalizada en muchas regiones tropicales del mundo (Colombia, Costa Rica, Puerto Rico, Cuba, Jamaica y Sri Lanka). Se ha utilizado como ornamental debido a la vistosidad de sus flores (Francis 1990). En su región originaria es una especie pionera y de bosque secundario; entonces, presenta características que le facilita establecerse en sitios alterados, y por ende, es muy exitosa como especie invasora. El periodo de floración se extiende entre 5 y 6 meses, y algunos individuos presentan flores todo el año. Las flores son de color rojo-naranja intenso, de alrededor de 10cm y agrupadas en racimos terminales en las ramas. Las flores producen cantidades copiosas de néctar, y los botones contienen gran cantidad de mucilago (de composición similar al néctar). El néctar de *S. campanulata* es rico en alcaloides. En África es polinizada por aves y

lémures, y en Centroamérica se han observado murciélagos visitando sus flores (posibles polinizadores) (Francis 1990; Trigo y Santos 2000; Bittencourt *et al.* 2003). Esta especie presenta auto-incompatibilidad tardía, por lo que las semillas sólo se producen si hay exo-cruzamiento (Bittencourt *et al.* 2003).

La alta presencia de alcaloides en el néctar de *S. campanulata* se ha asociado con toxicidad y mortalidad para muchas especies de insectos que visitan las flores en busca de polen, néctar u otro recurso. Se han observado cadáveres de grupos tan diversos como abejas, moscas, avispas, hormigas y chapulines; aunque las abejas (especialmente melipóninas) representan la mayor proporción de los cadáveres (Trigo y Santos 2000). Se han propuesto diversas hipótesis que explican el por qué de la toxicidad en las plantas; entre estas, se supone que surgen como mecanismo de defensa contra patógenos, herbívoros y ladrones de néctar; y como mecanismo para disminuir la competencia con otras especies vegetales (Azcón-Bieto y Talón 2000). Por lo tanto, es posible que la existencia de alcaloides en *S. campanulata* represente un mecanismo de defensa.

S. campanulata puede ejercer un efecto negativo directo sobre las especies de plantas nativas, en calidad de invasora. No obstante, podría ejercer también un fuerte efecto indirecto, ya que la toxicidad del néctar puede alterar la red de interacciones entre plantas nativas y sus polinizadores por una razón sencilla: las abejas son el grupo más importante de polinizadores en bosques tropicales de tierras bajas (Bawa 1990) y el néctar de *S. campanulata* mata a muchas abejas.

El objetivo de esta investigación es determinar la variación en la diversidad y abundancia de abejas muertas que se encuentran en flores de *S. campanulata* en relación con la distancia al bosque; con el fin de explorar el posible que tendría esta especie al crecer cerca del bosque sobre la red de interacciones entre polinizadores y plantas nativas del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito.

Se predice que la diversidad y el número de abejas encontradas en flores de árboles de *S. campanulata* cercanos al bosque, será mayor en comparación con árboles alejados del bosque. Se espera encontrar una mayor proporción de *Apis mellifera* (la abeja de la miel) en las flores de árboles ubicados en la zona urbana, debido a que esta especie invasora es más común en ambientes alterados. Por último, se han observado hormigas y otros insectos consumiendo los cadáveres de abejas en flores que ya han caído del árbol, por lo tanto, se espera encontrar menor diversidad y abundancia de abejas en flores colectadas en el suelo en comparación con flores colectadas directamente de la copa del árbol.

Materiales y métodos

El estudio se llevó a cabo el día 29 de enero de 2008 en Golfito, Puntarenas, Costa Rica. Se muestrearon 6 individuos adultos de *Spathodea campanulata*, 3 individuos (A,B,C) ubicados en la cercanía del bosque (sector de El Naranjal, Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito) y 3 individuos (D,E,F) alejados del bosque (en los alrededores del Depósito Libre Comercial de Golfito).

En cada árbol se colectaron las flores disponibles en el suelo (con reducida descomposición) y las flores en la copa al alcance de una podadora. Las flores fueron almacenadas independientemente en bolsas rotuladas y transportadas al laboratorio para el análisis. En cada flor se identificaron las abejas muertas al nivel taxonómico más preciso posible (género, especie o morfoespecie) y el número de individuos de cada taxón.

Se calculó el índice de diversidad de Shannon-Weiner para describir la comunidad de abejas encontradas en árboles cercanos y lejanos al bosque; además, se calculó el índice de Morisita para determinar la similitud entre estas comunidades. Mediante el uso de ANDEVA se determinaron las diferencias en el promedio del número total de abejas por flor, con un modelo en el cual los árboles son considerados bloques, y la distancia al bosque y la ubicación de la flor (suelo o copa) son considerados factores. Para determinar las diferencias en el promedio del número de taxa de abejas por flor se utilizó un ANDEVA con un modelo similar al anterior, donde los árboles son considerados bloques; y la distancia al bosque y la ubicación de la flor los factores.

Resultados

Se analizaron un total de 692 flores de *Spathodea campanulata*; en una minoría de las flores se encontraron cadáveres de abejas (Cuadro 1). Se contabilizaron entre todas las flores 202 abejas muertas pertenecientes a 14 taxa de melipóninos distintos (Cuadro 2). No se encontraron *Apis mellifera* fallecidas en la muestra de flores.

La comunidad de abejas muertas en flores de árboles cercanos al bosque es más diversa ($H' = 1.74$) que flores alejadas al bosque ($H' = 1.10$). La similitud en las comunidades entre estos sitios está por debajo del 50% ($CA = 0.46$).

Como se esperaba, los árboles cercanos al bosque presentaron un promedio significativamente mayor en el número total de abejas por flor que los árboles lejanos al bosque; pero, contrario a lo esperado, las flores colectadas en el suelo presentaron un mayor promedio en el número total de abejas por flor (Figura 1; Cuadro 3). No obstante, la variación entre árboles es significativa (Cuadro 3). De igual forma, los árboles cercanos al bosque presentaron un promedio significativamente mayor de taxa de abejas por flor, así como las flores colectadas en el suelo presentaron mayor promedio de número de taxa de abejas por flor (Figura 2; Cuadro 4). Nuevamente, la variación entre árboles es significativa (Cuadro 4).

Discusión

Las melipóninas son abejas eusociales que se alimentan de néctar y polen; por lo tanto, son muy importantes como agentes polinizadores de plantas (Jonhson 1991; González 2000). Distintos taxa dentro de este grupo, presentan diferentes comportamientos de forrajeo; lo que permite una amplia variedad de interacciones entre las abejas y las plantas (Jonhson 1991). Para Costa Rica se han reportado alrededor de 55 especies de melipóninas, la mayoría presentes en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (Lobo 2005)

Solamente el 20% del total de flores de *Spathodea campanulata* colectadas tenían abejas muertas. Como se esperaba, los árboles cercanos al bosque presentaron mayor diversidad y abundancia de abejas tanto en flores colectadas en la copa como en el suelo, en comparación con los árboles lejanos al bosque. Este resultado puede analizarse desde dos perspectivas, ambas importantes: (1) los árboles cercanos al bosque resultan en trampas mortales para una comunidad más diversa de polinizadores, que tienen probablemente mucha importancia en la polinización dentro del bosque, y por lo tanto, *S. campanulata* representa un riesgo potencial para la reproducción de plantas nativas dentro del bosque; y (2) pocas abejas melipóninas de bosque tienen la capacidad de desplazarse hasta áreas alteradas (la zona urbana); y por ende, las plantas nativas aisladas o en fragmentos ubicadas en áreas alteradas pueden presentar limitación de polinizadores.

Para *T. fulviventris* se ha reportado que diariamente es capaz de transportar hasta 20 tipos diferentes de polen (Johnson 1991). En un trabajo en Golfito con *T. fulviventris* y *Oxytrigona mellicolor*, González (2000) reporta que la mayoría de individuos de estas especies transportan de 4 a 5 tipos de polen. Entonces, es claro que las melipóninas representan un grupo muy importante de polinizadores dentro de bosques húmedos tropicales (Bawa 1990). Es posible que las abejas encontradas en mayor número, *Trigona silvestriana*, *T. corvina* y *Plebeia* sp. sean capaces de transportar cargas de polen tan variadas como en las especies estudiadas por González (2000). Por lo tanto, la muerte de estas abejas en flores de llama del bosque, puede tener efectos negativos en la comunidad de plantas del bosque que depende de melipóninas para su polinización. A pesar de la característica generalista de las melipóninas por recursos, sus patrones de forrajeo pueden favorecer el exocruzamiento de las plantas que visita, ya que tienden a forrajear a través distancias mayores. Por último, se ha observado que *T. fulviventris* evita recursos que han sido marcados con feromonas de *T. silvestriana* (Hubbel y Johnson 1977 citado por Puschendorf 2000); es posible que el bajo número de individuos de *T. fulviventris* encontrados en las flores colectadas se deba a este efecto.

Las flores de *S. campanulata* pueden considerarse “trampas” para el muestreo de la comunidad de abejas de un sitio. Es interesante que la diversidad y abundancia de abejas sea tan diferente entre un sitio cercano al bosque y sitio alejado del mismo, a pesar que la distancia entre ambos sitios no es tan considerable (<3km). Este aspecto es muy interesante pues demuestra un efecto de la alteración del hábitat en la capacidad de desplazamiento de las abejas melipóninas. Se conoce, a partir de varios estudios, que la abundancia y diversidad de insectos polinizadores disminuye con la reducción en el tamaño del hábitat; además el comportamiento de forrajeo de los polinizadores también varía; resultando en una menor producción de frutos en plantas (Bawa 1990). También se ha demostrado, que aumentar la diversidad funcional de polinizadores y de plantas en comunidades experimentales, a largo plazo se da el reclutamiento de comunidades de plantas más diversas; entonces, mantener la diversidad funcional en la red de polinizadores es vital para la sostenibilidad del ecosistema (Fontaine *et al.* 2006).

El hecho de que las flores colectadas en el suelo presenten mayor abundancia y diversidad de abejas en ambos sitios puede deberse a varias razones, entre estas se explican dos no excluyentes. Primero, es posible que la depredación de las abejas por organismos carroñeros sea escasa en el suelo, aspecto que puede estar relacionado con la toxicidad (estas abejas no resultan apetecibles para los carroñeros). Segundo, también es posible que las flores caídas tuvieron mayor tiempo de “atrapar” abejas en la copa del árbol, y luego de varios días cayeron al suelo; mientras las flores colectadas en la copa tienen pocos días de apertura y por ende, han tenido menos tiempo para “atrapar” abejas. Por último, es posible que *Apis mellifera* sea poco abundante en la zona de muestreo, o que evite el consumir el néctar de *S. campanulata*.

Bibliografía

- Aizen, M., C. Morales y J. Morales. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PloS Biol* 6: e31 396-403. doi:101371/journal.pbio.0060031.
- Azcón-Bieto, J. y M. Talón. 2000. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. McGraw-Hill Interamericana, España. 522 p.
- Bawa, K. 1990. Plant-Pollinator interactions in tropical rain forest. *Annu. Re. Ecol. Syst.* 21: 399-422.

- Bittencourt, N., P. Gibbs y J. Semir. 2003. Histological study of post-pollination events in *Spathodea campanulata* Beauv. (Bignoniaceae), a species with late-acting self-incompatibility. *Ann. Bot.* 91: 827-834.
- Fontaine, C., I. Dajoz, J. Meriguet y M. Loreau. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biol* 4: e129-135. doi: 10.1371/journal.pbio.0040001
- Francis, K. 1990. *Spathodea campanulata* Beauv. African tulip tree. Department of Agriculture, Forest Service, New Orleans, USA. 5p.
- González, R. 2000. Actividad de forrajeo y variación del tipo y composición de cargas en *Trigona fulviventris* y *Oxytrigona mellicolor* (Apidae: Meliponinae). p. 175-188. En: Bolaños, F. y J. Lobo (eds). Curso de Biología de Campo 2000, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
- Jonhson, L. 1991. *Trigona fulviventris*. p. 785-787. En: D. Janzen (ed). Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Lobo, J. 2005. Las abejas sin aguijón del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. p. 159-167. En: Lobo J. y F. Bolaños (eds). Historia Natural de Golfito. Instituto Nacional de Biodiversidad, Heredia, Costa Rica.
- Puschendorf, R. 2000. Actividad de una comunidad de abejas atraídas a una fuente de alimento artificial y el efecto de algunos depredadores. p. 201-206. En: Bolaños, F. y J. Lobo (eds). Curso de Biología de Campo 2000, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
- Sierra, C. 2007. Especies introducidas invasoras en Áreas Silvestres Protegidas de Osa. The Nature Conservancy, Costa Rica. 114 p.
- Stinson, K., S. Campbell, J. Powell, B. Wolfe, R. Callaway, G. Thelen, S. Hallet, D. Prati y J. Klironomos. 2006. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PloS Biol* 4: e140727-731. doi: 10.1371/journal.pbio.0040140.
- Strauss, S., C. Webb y N. Salamin. 2006. Exotic taxa less related to native species are more invasive. *PNAS* 103: 5841-5845.
- Trigo, J. y W. Santos. 2000. Insect mortality in *Spathodea campanulata* Beauv. (Bignoniaceae) flowers. *Rev. Brasil. Biol.* 60: 537-538.

Cuadro 1. Número de flores de *Spathodea campanulata* con abejas muertas según ubicación, árbol y distancia al bosque en Golfito, enero de 2008 (entre paréntesis número total de flores recolectadas en cada caso).

Ubicación \ Árbol	Árboles cercanos			Árboles lejanos		
	A	B	C	D	E	F
Suelo	14 (63)	3 (46)	63 (160)	7 (30)	5 (25)	0 (14)
Copa	16 (69)	2 (39)	13 (68)	6 (62)	1 (40)	10 (70)
Total	30 (132)	5 (85)	76 (228)	13 (98)	6 (65)	10 (84)

Cuadro 2. Número de abejas melipóninas muertas en flores de *Spathodea campanulata* según taxón y distancia al bosque en Golfito, enero de 2008.

Taxon	Distancia al Bosque						Total
	Árboles Cercanos			Árboles Lejanos			
	A	B	C	D	E	F	
<i>Trigona silvestriana</i>	5	1	60	1			67
<i>Trigona corvina</i>	22		10	17	5		54
<i>Plebeia sp.</i>	8	2	19	1	3		33
<i>Trigonisca sp.</i>		2	1			11	14
<i>Tetragona sp.1</i>	9		1				10
<i>Trigona fluviventris</i>	7		2				9
<i>Tetragona sp.2</i>	3		2		1		6
<i>Tetragona sp.4</i>	3						3
<i>Tetragona sp.3</i>	1						1
sp.1			1				1
sp.2			1				1
sp.3			1				1
sp.4			1				1
sp.5						1	1
Total	58	5	99	19	9	12	202

Cuadro 3. Resultado del análisis de varianza para el número total de abejas muertas por flor en *Spathodea campanulata*, Golfito, enero de 2008.

Fuente	F	p	gl
Árbol	6.976	0.001	2
Distancia	5.290	0.022	1
Ubicación	4.842	0.028	1
Dist.*Ubic.	0.373	0.541	1

Cuadro 4. Resultado del análisis de varianza para el número de taxa de abejas muertas por flor en *Spathodea campanulata*, Golfito, enero de 2008.

Fuente	F	p	gl
Árbol	9.991	<0.001	2
Distancia	7.403	0.007	1
Ubicación	7.792	0.005	1
Dist.*Ubic.	0.026	0.871	1

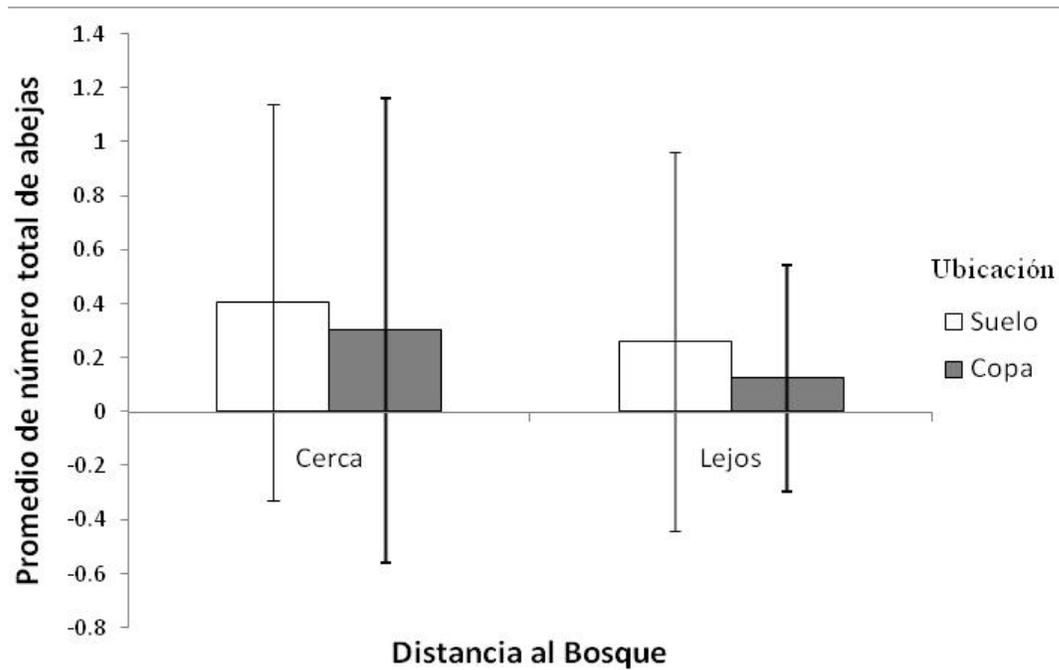


Fig. 1: Promedio y desviación estándar del número total de abejas muertas por flor en *Spathodea campanulata* según distancia al bosque y ubicación de la flor, Golfito, enero de 2008.

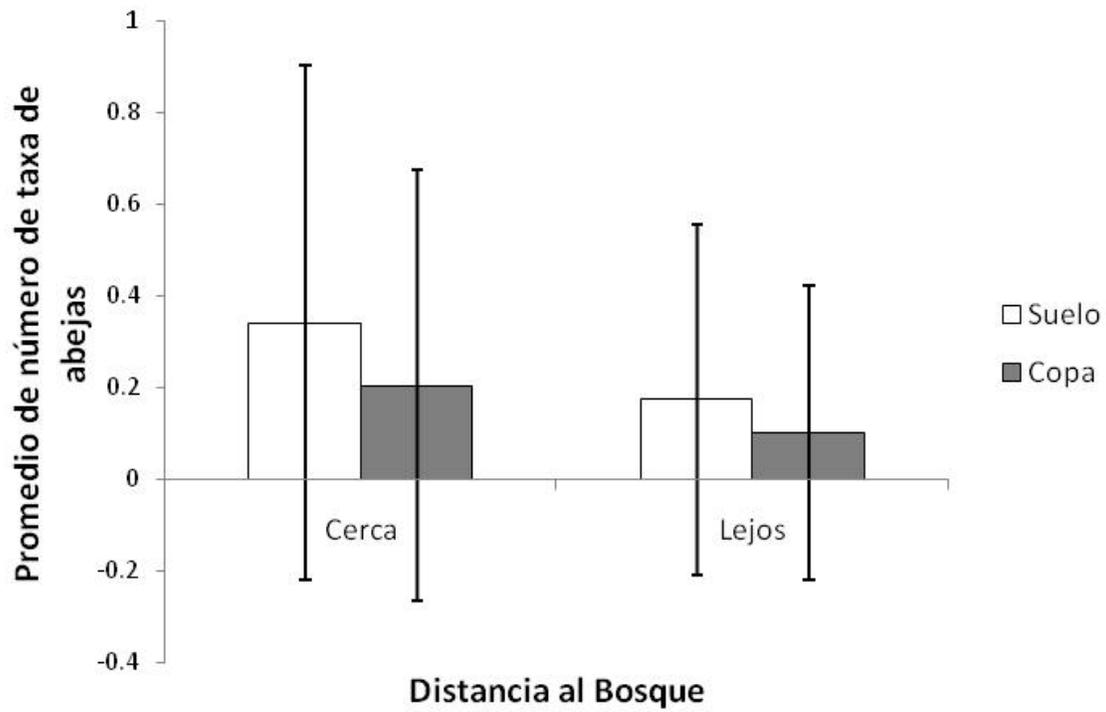


Fig. 2: Promedio y desviación estándar del número de taxa de abejas muertas por flor en *Spathodea campanulata* según distancia al bosque y ubicación de la flor, Golfito, enero de 2008.

Distribución de Morfotipos de *Psychotria elata* (Rubiaceae) en la parcela experimental de La Gamba, Golfito, Costa Rica

Juan Carlos Zúñiga

Coordinador: Jorge Lobo

Los órganos reproductivos de las angiospermas (plantas con flor) varían mucho más que su estructura equivalente en cualquier grupo de organismos. La mayoría de las plantas con flor son hermafroditas, produciendo flores tanto con pistilos como con estámenes. Normalmente estas estructuras están separadas en la flor o se vuelven activas en diferentes momentos para evitar auto fertilización (Barret 2002).

La heterostilia es un polimorfismo genético que se ha descrito para 28 familias de angiospermas polinizadas por animales. En este fenómeno las poblaciones de una planta se componen de dos o tres morfos florales que se diferencian en la altura del estigma y las anteras. En algunos casos es común que se pierdan estos linajes y cambien a un solo morfotipo (Sakai y Wright 2008), normalmente el morfo con estilo largo se transforma en flores femeninas, mientras la forma de estilo corto en masculino. Este fenómeno podría ser resultado de selección por parte de polinizadores o cambios de este (Bawa y Beach 1981).

Este polimorfismo floral promueve la transferencia de polen entre los morfos, por polinización cruzada (Sakai y Wright 2008). Este posicionamiento de las estructuras sexuales otorga a estas plantas mayor precisión en la transferencia del polen entre plantas (Barret 2002). Además de las diferencias florales mencionadas, típicamente las especies con heterostilia tienen un sistema de incompatibilidad genético que previene auto polinización o cruce entre morfos del mismo tipo (Barret 1992), todo esto obliga a un cruce entre individuos y que además, estos sean diferentes en sus estructuras florales.

Psychotria elata es miembro de la familia Rubiaceae, en la cual la heterostilia es un fenómeno relativamente común. Esta especie presenta heterostilia que es incluso apreciable a simple vista, además de brácteas llamativas lo que la hacen fácil de encontrar en el campo y una floración continua a lo largo del año (Kang y Bawa 2003).

Ya que la distribución de morfotipos es importante en lo que respecta a su necesidad de tener una reproducción cruzada, se analizó cada planta con respecto a su morfotipo, además nos dimos la tarea de investigar la distribución de un tipo de planta o morfo con respecto al otro.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en Golfito, los días 16 y 17 de Enero del 2008 en la parcela experimental de La Gamba, en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito. Se utilizaron varias cuadrículas dentro de la parcela para realizar los análisis.

En cada cuadrícula se ubicó por medio de un eje de coordenadas todas las plantas de *Psychotria* que contaran con inflorescencias. Para cada una de estas plantas se recolectaron las inflorescencias que estuvieran floreado o cercanas a abrir los botones florales.

En el laboratorio con ayuda de estereoscopios, se analizó cada inflorescencia para observar el morfotipo al cual pertenecía cada flor. De igual manera, para cada planta se llegó a clasificar según las características florales en Pin o Thrum.

Para el análisis de datos se utilizó un Chi-cuadrado para determinar si existían diferencias respecto al número de plantas para cada morfotipo. Además, se realizó una regresión logística para analizar el efecto en la distribución de una planta con cierto morfotipo con respecto a otra planta del mismo o del otro morfo.

Resultados

Se analizó un total de 46 plantas, de las cuales ninguna tenía ambos morfotipos presentes a la misma vez. Tampoco se encontró diferencias en la cantidad de individuos que pertenecían a los morfotipos Pin o Thrum, por lo que la proporción de los morfotipos en esta población es semejante ($\chi^2= 0.870$, $gl=1$, $p>0.05$), (Fig 1).

Se logró analizar que la presencia de un individuo de cierto morfotipo no va a afectar la presencia de otro individuo de cualquiera de los morfo, por lo que a cualquier distancia de alguno o de todos los individuos hay un número similar de individuos perteneciente a ambos morfos ($\text{pend} = -0.00146$, $\chi^2 \text{ Wald}=0.282$, $p=0.595$), (Fig 2 y 3).

Discusión

En el presente estudio se usaron dos clases de morfos, Pin y Thrum. En un estudio en la selva se encontró que para otra especie de *Psychotria* existía una continuidad en los tamaños de las anteras y estigmas siendo esta especie heterostilica, lo que le sugiere un posible tercer morfo. De igual manera se ha encontrado en otros géneros la existencia de una muy marcada diferencia en únicamente dos formas florales (Favre y McDade 2001)

Para *Psychotria elata* se encontró dos diferentes morfos bien diferenciados dentro de una misma población, aunque no se llegaron a medir las anteras o estigmas. Según Favre y McDade 2001, existe la probabilidad de variaciones entre poblaciones, por lo que no se debería de describir una especie usando una sola población. Además diferencias de este tipo pueden indicar diferentes regímenes de selección o que no se encuentran bajo una fuerte presión por selección.

Diferencias en las frecuencias de la descendencia producida asexual, por auto fertilización o por cruces sexuales, son la influencia predominante en la estructura genética de las poblaciones de plantas. Las plantas asexuales o con auto fertilización tienen menos genotipos entre la población que las que tienen cruces sexuales. Como resultado de los bajos niveles de diversidad, los asexuales y los que se auto fertilizan podrían estar menos capacitados a adaptarse a cambios ambientales, además que como no hay cruces genéticos, la población podría acumular mutaciones deletéreas más rápido (Holsinger 2000). Lo que le daría una ventaja a plantas con heterostilia.

Para plantas con heterostilia y dos morfotipos se espera que haya una proporción de 1:1, una diferencia en esta proporción indicaría el desglose de la heterostilia que en casos extremos podría ocurrir una extinción de algún morfo (Owens *et al.* 1993 en Favre y McDade 2001). En este caso, no se encontró diferencias entre el número de plantas de cada morfo, dándose una proporción de 1:1. Las hipótesis de pérdida de heterostilia apuntan a la desaparición de polinizadores o a especies que están en límites geográficos o de altas elevaciones, situaciones que no se ajustan a la planta en estudio.

La distribución azarosa de las plantas, confirmando lo esperado, señalan un acomodo espacial que maximiza las posibilidades de que un polinizador llegue de un individuo con cierto morfotipo a otro con un morfo diferente por azar. Aunque no se tomaron en cuenta individuos sin inflorescencia y se puede recomendar ampliar la muestra no se cree que la distribución vaya a variar. Tampoco hay evidencia que apunte a la aparición de agrupaciones de algún morfo, ya que esto podría traer desventajas por acaparamiento del polinizador en un parche, sin estar este polinizando a ningún individuo.

Bibliografía

- Barret, S. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature publishing group* 3: 274-284.
- Bawa, K. y J. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri botanical garden*. Vol 68. Issue 2. 254-274.
- Favre, A. y L. McDade. 2001. Population-Level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: Does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? *American Journal of Botany* 88(5): 841-853.
- Holsinger, K. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Colloquium paper. PNAS*. Vol.97. No.13. 7037-7042 .
- Kang,H y K. Bawa. 2003. Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 90(6): 865-876.
- Sakai, S. y J. Wright. 2008. Reproductive ecology of 21 coexisting *Psychotria* species (Rubiaceae): when is heterostyly lost? *Biological Journal of the Linnean Society* 93(1):125-134.

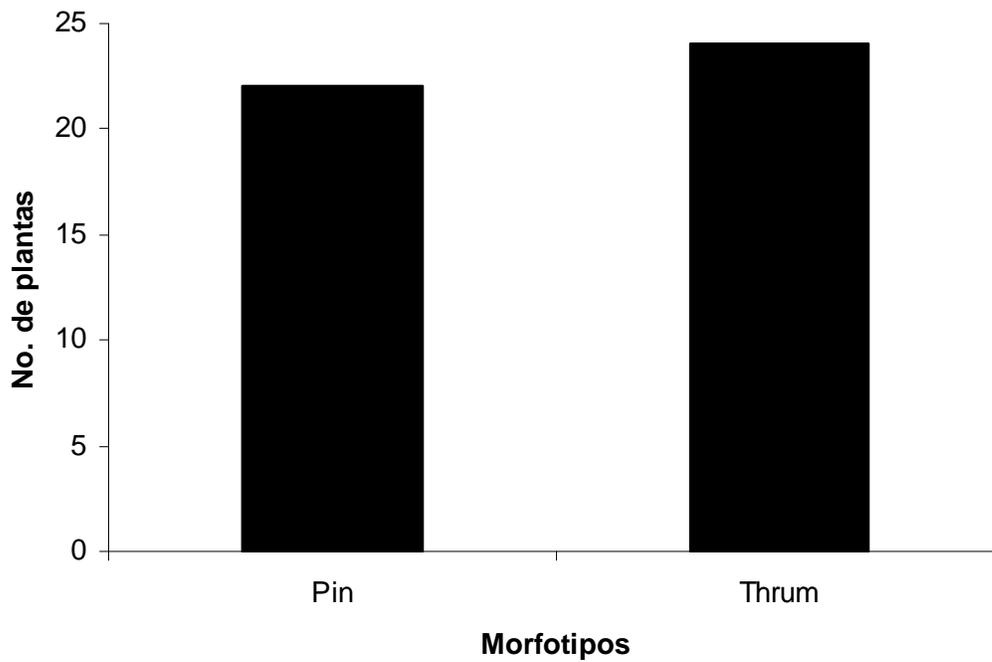


Fig. 1: Numero total de plantas para cada morfotipo.

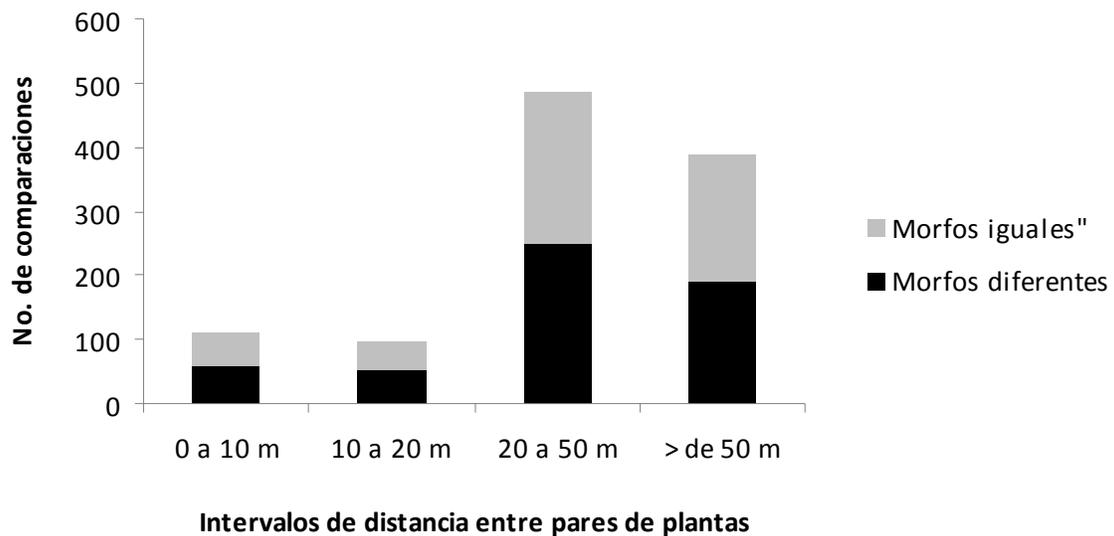


Fig. 2: Comparaciones entre los pares de plantas de *P. elata* en categorías de distancia (para el análisis estadístico no se utilizaron categorías, se analizaron todos los pares de plantas).

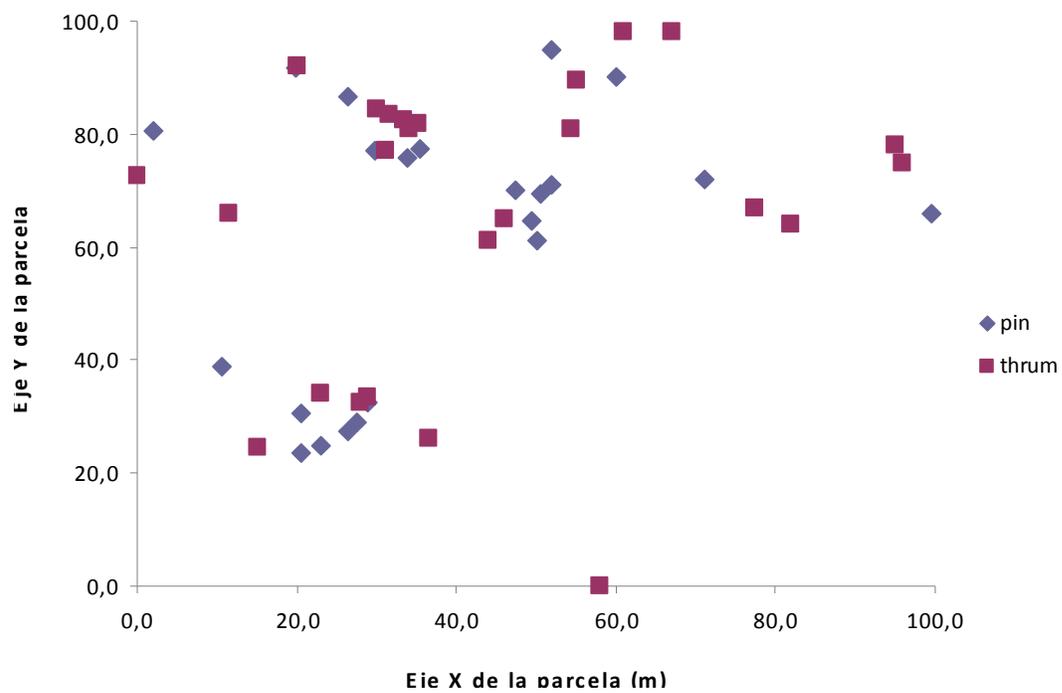


Fig. 3: Localización física de los morfotipos en el mapa.

Observaciones de la fenología de los árboles del bosque de Golfito

Carolina Esquivel

Coordinador: Jorge Lobo

La fenología es el estudio de eventos biológicos que ocurren a través del tiempo de manera periódica (Rathcke y Lacey 1985); en plantas estos eventos son la floración, fructificación y pérdida de hojas según la época del año (Lobo *et al.*, en prep). También incluye el estudio de las causas de aparición de estos sucesos y las relaciones entre las fases de una misma especie o con otras especies (Smith y Smith 2001).

La fenología de plantas ha ayudado a entender mejor la influencia que tienen las diferentes fases en la alimentación, patrones de movimiento y socialidad en insectos, pájaros y mamíferos (Bhat 1992); es por eso que se ha incrementado el interés por hacer este tipo de estudios, además, es un área en donde hay poca investigación y los trabajos que hay toman en cuenta pocas especies o son de corta duración (Rathcke y Lacey 1985).

La importancia de un proyecto a largo plazo es generar una base de datos que permita registrar los cambios en la fenología de las especies de plantas de una zona, y de este modo entender mejor las causas y el impacto que tienen estas sobre las poblaciones animales. Además de que se pretende abarcar un buen número de especies para lograr caracterizar mejor la zona y poder llevar las conclusiones que se obtengan a partir de individuos a poblaciones.

El bosque de Golfito y sus alrededores ha sido caracterizado como uno de los más diversos en flora de Mesoamérica, tiene niveles de precipitación entre 3500-5000 mm anuales y la estación seca es corta (Lobo *et al.* en prep). La estacionalidad en las zonas tropicales está ligada a la precipitación y debido a que puede ser variable, las fenofases son variables también (Hofreiter y Rodríguez 2005). Esto tiene mucha importancia debido a que la duración y frecuencia de estas fases puede influenciar la dinámica de los animales que utilizan ya sea las hojas, flores o frutos como su recurso alimenticio. (Lobo *et al.*, en prep). Este trabajo es el inicio de una investigación a largo plazo de la fenología de la flora en Golfito. Se pretende generar datos de los patrones de floración, fructificación y renovación de follaje de las especies que componen estos bosques con el objetivo de comprender mejor tanto a las plantas como a los animales que interactúan con ellas.

Materiales y métodos

El trabajo se realizó en la parcela forestal ubicada en la fila La Gamba en la Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito el día 17 de enero del 2008. Esta parcela mide una hectárea y está subdividida en cuadrículas de 5 x 5 m, los árboles con un DAP mayor a 5 cm están marcados, mapeados e identificados. Se siguieron 2 trayectos dentro de la Parcela (Fig. 1), en donde se ubicaron varios puntos de observación. Se eligieron aquellos árboles cuya copa se podía observar completa y con binoculares se determinó y anotó el grado de defoliación, floración o fructificación según la siguiente escala: 0: 0%, 1: 1 - 10%, 2: 11 - 50%, 3: 51- 75% y 5: 76- 100%. A los árboles observados se anotó el número de placa para su posterior identificación. Además, tomaron en cuenta algunos árboles dentro de la parcela que no estaban marcados y se identificaron en el campo. Para ubicar el mismo árbol en estudios posteriores se midió el

ángulo con respecto al poste más cercano de la cuadrícula. Los datos obtenidos se compararon con los de Lobo *et al* (en prep)

Resultados

Se observaron 95 árboles, de los cuales 13 presentaban algún grado de defoliación, 18 tenían frutos y 10 tenían flores. Las especies más abundantes fueron: *Welfia georgii* (n=13), *Socratea exorrhiza* (n=8) y *Pausandra trianae* (n=5), para las otras especies se observaron 4 o menos individuos (Cuadro 1).

De los diez individuos que estaban en floración, resalta el caso de *Socratea exorrhiza* que de 8 individuos sólo dos tenían flores. En cuanto a los individuos en fructificación, se observa que todos (n=5) los individuos de *Pausandra trianae* tenían frutos mientras que en *Welfia georgii* eran 9 de 13 individuos. En cuanto a la defoliación, no se observa ningún patrón que resalte (Cuadro 1).

Se hizo una comparación de los resultados obtenidos en este estudio con los de Lobo y colaboradores (en prep) que fueron tomados en la misma zona desde el año 1989 al 2001. En esta comparación se encontraron tanto coincidencias como divergencias (Cuadro 2).

Discusión

Sé observó un número bajo de árboles con algún grado de expresión fenológica, esto se puede explicar porque en el bosque húmedo tropical, las fenofases pueden tardar más en expresarse y son más variables (Lobo et al, en prep). Además, cuando se hace un muestreo de un solo día, como en este caso, no se toma en cuenta la duración de la fenofase ni la longevidad del fruto o la flor, por lo que puede ser que el muestreo se haga en una época del mes en donde ya se hallan caído las flores o todavía no hallan salido y no da una idea completa de lo que ocurre en esa época.

En cuanto a la abundancia de especies dentro de la parcela se observa que hay tres especies dominantes, dos de ellas son palmas y las demás especies están representadas por un número bajo de individuos. Este mismo patrón a sido observado en otros bosques tropicales, en donde unas pocas especies de palmas arborescentes son la especie dominante (Vormisto *et al* 2004), posiblemente porque son generalistas en cuanto a los requerimientos de hábitat y están más ampliamente distribuidas (Montufar y Pintaud 2006).

Para poder observar un patrón fenológico, es necesario tomar datos de 5 árboles por especie como mínimo, ya que puede haber variaciones dentro de una misma población debido a diferencias de hábitat así como la variación intrínseca de la especie (Frankie *et al* 1974). Es por esto que es difícil sacar conclusiones para la mayoría de especies que se observó, pues están en un número muy bajo dentro de la parcela.

Uno de los casos en donde se observa con mayor claridad un patrón es en *Pausandra trianae*, en esta especie, todos los individuos que se observaron estaban en fructificación, este podría ser un caso de sincronía aunque para asegurarlo se necesitan más observaciones. Para *Welfia georgii*, se observa que de 13 individuos 9 tenían frutos, lo cuál también puede ser indicio de que la especie es sincrónica. Con *Socratea exorrhiza*, 2 individuos de 8 estaban en floración, lo cuál puede significar o que es una especie asincrónica o que al momento del muestreo ya estaba finalizando el período de floración. Para los datos de defoliación es difícil sacar conclusiones puesto que se trata de muy pocos individuos por especie y no se aprecia ningún patrón claro. No se utilizaron los datos que se tomaron con la escala para el porcentaje de flores,

frutos u hojas, ya que se necesita un conocimiento previo de la especie para saber con que intensidad florea, y el significado del porcentaje puede cambiar de una especie a otra.

Para las ocho especies que se compararon con los datos sin publicar de Lobo *et al* se observa que en su mayoría cumplen con el patrón que estaba reportado. Sin embargo, para *Carapa guianensis*, *Copalfera camibar* y *Otoba novogranatensis* se había registrado la presencia de frutos (para las dos primeras) o flores en esta época, y esto no se observó en el campo. También, el pico de floración para *Humiriastrum diguense* se reportó por Lobo y colaboradores entre julio y setiembre, pero en el campo se observó 1 individuo con flores. Para *Xylopia serycophylla* el pico de fructificación está reportado para los meses de agosto a noviembre, pero en el campo se observó 1 individuo con frutos. Es importante tomar en cuenta estas desviaciones del comportamiento esperado a pesar de que se trata de pocos individuos, y tratar de buscar una explicación, es por esto que se debe continuar el esfuerzo por hacer trabajos de fenología a largo plazo.

Agradecimientos

A los integrantes del grupo que contribuyeron con la toma de datos: Fernando Villanea, Wendy Solis, Ignacio Escalante, Raquel Romero y Ana Rocío Ramírez. A Jorge Lobo y Reinaldo Aguilar por su ayuda en el trabajo de campo.

Bibliografía

- Bhat, D.M. 1992. Phenology of tree especies of tropical moist forest of Uttara Kannada district, Karnataka India. *Journal of Biosciences* 2: 325-352.
- Frankie, G., H.G. Baker & P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in Tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881–899.
- Hofreiter, A. y E.F. Rodríguez. 2005. Distribution and phenology of *Bomarea* (Alstroemeriaceae) in the relict forest of northwestern Perú. *Revista peruana de biología* 12 (2): 275-282.
- Lobo, J., R. Aguilar, E. Chacón y E. Fuchs. Phenology of tree species of the Osa Peninsula and Golfo Dulce region, Costa Rica. En preparación.
- Montufar, R. y J.C. Pintaud, 2006. Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian *terra firme* palm communities. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 127-140.
- Rathcke, B. y E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual review of ecology and sistematics* 16: 179-214.
- Smith, R. y T. Smith. 2001. *Ecología*. Pearson Addison Wesley, España. 642p.
- Vormisto, J., J.C. Svenning, P. Hall y H. Balsley. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in *terra firme* forest in the western Amazon basin. *Journal of ecology* 92: 577-588.

Cuadro 1. Listado de las especies observadas dentro de la parcela, su abundancia y su condición fenológica.

Especie	Con flores	Con frutos	Defoliados	Total observado
<i>Acacia alleni</i>				1
<i>Annona amazonica</i>				1
<i>Carapa guianensis</i>	2			2
<i>Casearia arborea</i>	1			1
<i>Chromolucuma rubriflora</i>	1			1
<i>Copalfera camibar</i>				1
<i>Crotom tenicaudatus</i>			2	2
<i>Dendropanax sp</i>				1
<i>Duroia costaricense</i>				1
<i>Eschweilera sp</i>			1	1
<i>Henriettea tuberculosa</i>				2
<i>Henriettea odorata</i>		1		4
<i>Humiliastrum diguense</i>	1	2	2	2
<i>Iriartea deltoidea</i>				3
<i>Lozania pittieri</i>				3
<i>Marila pluricosata</i>	1	1	1	2
<i>Marila laxifolia</i>			1	2
<i>Meliosma donnellsmithii</i>				1
<i>Miconia malthari</i>				1
<i>Otoba novogranatensis</i>			1	1
<i>Pausandra trianae</i>	2			5
<i>Perebea hispidula</i>				1
<i>Pleurarthodendron lindeni</i>				1
<i>Pouteria sp2</i>				1
<i>Pouteria lecythidicarpa</i>				1
<i>Pouteria sp</i>				1
<i>Protium sp</i>				3
<i>Protium sp.nov</i>				1
<i>Protium aracouchini</i>			1	3
<i>Pterocarpus af. hayesi</i>				1
<i>Rinorea hummelii</i>				1
<i>Siparuna pauciflora</i>				1
<i>Sloanea sp</i>				1
<i>Socratea exorrhiza</i>		2		8
<i>Solera longiraquis</i>	1			1
<i>Sorocea cufodontisii</i>				2
<i>Tachigali versicolor</i>			1	1
<i>Talicia nervosa</i>				2
<i>Terminalia oblonga</i>				1
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>			1	2
<i>Tocoyena pittieri</i>				1
<i>Virola koschnyi</i>			1	1
<i>Virola surinamensis</i>				2

Especie	Con flores	Con frutos	Defoliados	Total observado
<i>Vochysia alleni</i>				1
<i>Welfia georgii</i>		9		13
<i>Xylopia sericophylla</i>		1		1
<i>No identificado</i>	1	2	1	5
Total	10	18	13	95

Cuadro 2. Especies que se compararon con los resultados obtenidos por Lobo y colaboradores (en prep) para el patrón de producción de flores, frutos y defoliación.

Especie	Cantidad	Flores	Frutos	Defoliación
<i>Carapa guianensis</i>	2	X	0	
<i>Copalfera camibar</i>	1	X	0	
<i>Humiriastrum diguense</i>	1	0	X	
<i>Humiriastrum diguense</i>	1	+	X	
<i>Lozania pittieri</i>	3	X	X	
<i>Otoba novogranatensis</i>	1	0	X	
<i>Talisia nervosa</i>	2	X	X	
<i>Virola koschnyi</i>	1	X	X	X
<i>Xylopia sericophylla</i>	1	X	+	

X= Está reportado en los datos de Lobo *et al* (en prep) y se observó en el campo

0= Está reportado en los datos de Lobo *et al* (en prep) pero no se observó en el campo

+= No estaba reportado en los datos de Lobo *et al* (en prep) pero fue observado en el campo.

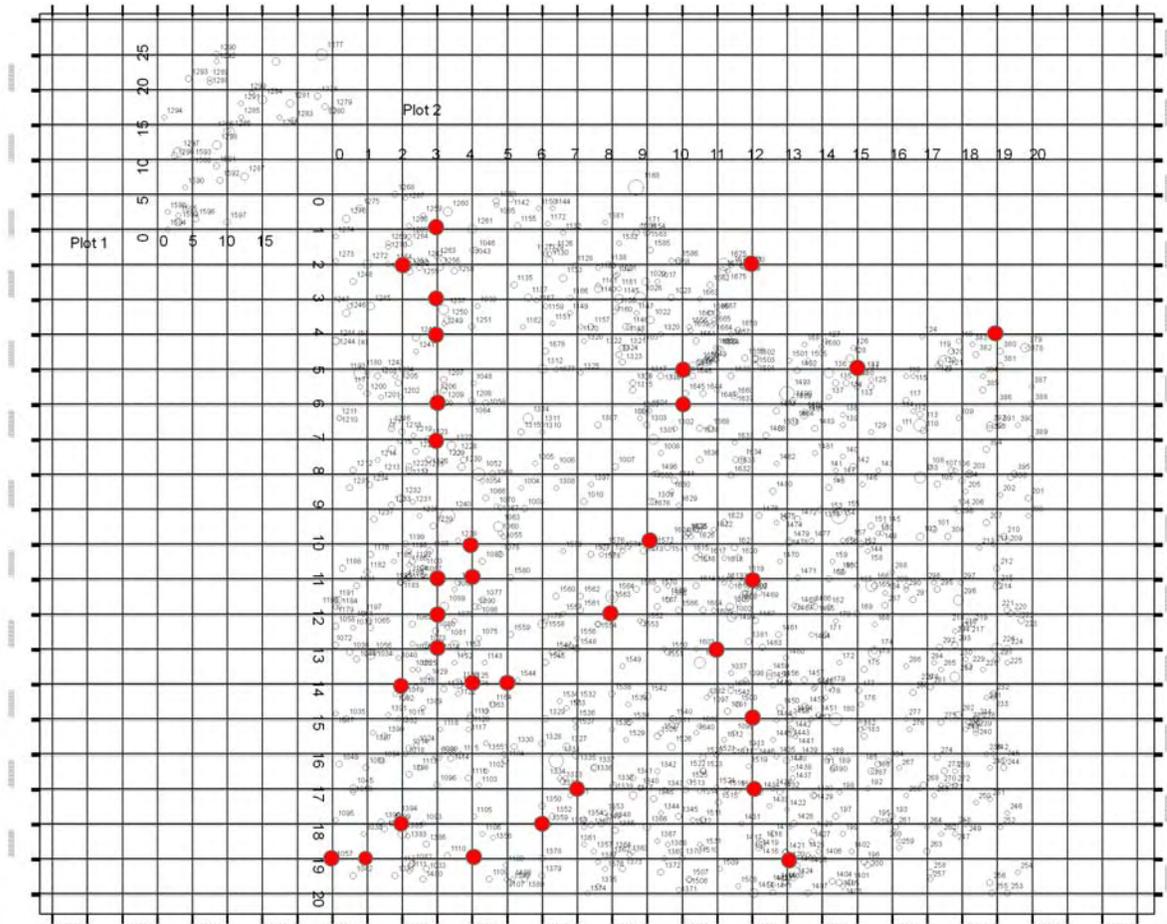


Fig. 1. Mapa con los trayectos recorridos y ubicación de las especies observadas dentro de la Parcela forestal de Golfito.

El perfil idealizado del bosque en la parcela de La Fila del Naranjal

Rebecca Rivera

Coordinador: Rodolfo Ortiz

Es reconocido que la cobertura boscosa presenta una estructura compleja, y que esta es significativa para interacciones ambientales, la regeneración y el crecimiento de plantas, y el hábitat biótico (Parker y Brown 2000). Krebs (1985) afirma que la estructura física de la comunidad vegetal presenta una estructura vertical; y que algunas de estas comunidades son muy estratificadas, con gran diversidad de alturas verticales de crecimiento denso de ramas y hojas en todos los niveles desde el suelo hasta la parte superior del dosel.

Gómez y colaboradores (2005) indican que dicha estratificación se refiere a que las plantas se distribuyen a lo largo de un eje vertical, formando niveles diferentes (3 o más dependiendo del autor). También que los tipos de plantas de cada nivel altitudinal van a variar, esto dependiendo de su capacidad de crecer a cierta altura (por su hábito y adaptaciones).

Según Krebs (1985) esta forma estructural que poseen las comunidades de plantas puede ser determinada por la observación directa. Aunque Richards (1996) destaca que de esa forma es difícil observar el perfil de un bosque, debido a que la visibilidad del observador se restringe horizontal y verticalmente desde el suelo hacia el dosel.

Como técnica para el estudio de la estratificación del bosque se realiza el perfil de la vegetación, basada en una franja de muestreo que ejemplariza la altura relativa, el espacio lateral y la interrelación entre las diversas plantas que componen la comunidad (Fournier 1970). En conjunto se construyen diagramas del perfil a escala, a partir de medidas tomadas de los árboles que forman parte de la franja del bosque (Richards 1996).

El objetivo de este estudio recae en la visualización del perfil del bosque idealizado mediante la graficación a escala de la distribución y tamaño de la comunidad de plantas dentro de la parcela de La Fila del Naranjal, en Golfito.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó en enero del 2008, en "La Fila" del Naranjal, Refugio de Vida Silvestre de Golfito. Un sitio caracterizado como bosque tropical muy húmedo, localizado aproximadamente a 400m sobre el nivel del mar (Maldonado 2005).

Se delimitaron tres parcelas de 10m de largo por 10m de ancho. Cada una fue dividida en tres subparcelas de 10m de largo por 3,33m de ancho, donde en la subparcela 1 se tomaron en cuenta solo los árboles con DAP (diámetro a nivel de pecho) mayor a 25cm, en la subparcela 2 los de DAP de 10 a 25cm, y en la subparcela 3 los de DAP menor a 10cm.

Se identificaron las especies incluidas dentro de las tres parcelas, y se ubicaron dentro de las mismas utilizando como coordenadas los ejes X y Y. Posteriormente se midió la altura de los árboles con un altímetro, desde la base de cada árbol hasta donde salía la primera rama, y hasta la copa del árbol. También se midió el ancho y largo de la copa midiendo la distancia en cruz y el azimut en cada línea. En la subparcela 3 no se

tomaron datos de diámetro, ni altura a la primera rama, sólo la posición en el eje X y Y, y la altura total.

Luego del trabajo en el campo, los perfiles se dibujaron de forma horizontal en un único plano. Y para graficar, el punto de referencia para determinar la escala en el papel milimétrico fue el árbol más grande en cada parcela.

Resultados

En el estudio se incluyeron un total de 38 plantas, 17 en la parcela 1, 10 en la parcela 2, y 11 en la parcela 3. La composición de especies de plantas presentes en cada parcela se observa en el Cuadro 1.

Además en el Cuadro 1 se puede visualizar la ubicación de las especies dentro de las subparcelas, es decir, según el tamaño de su DAP. *Inga sp.* resultó ser la única especie que se presenta (de manera general) en todas las subparcelas.

En la Fig. 1 se ejemplariza el perfil del bosque de la parcela 1. La Fig. 2 representa el perfil de la parcela 2. Y la Fig. 3 constituye el perfil de la parcela 3.

Discusión

La diferencia entre los perfiles del bosque realizados, con respecto a la composición de especies que presentan en cada parcela demuestra que el bosque el Naranjal es muy heterogéneo, y que presenta bajas densidades de árboles por especie (Esquivel 2000).

El hecho de que *Inga sp* se presente en las tres subparcelas (en varios estratos) se considera normal. Ya que es lógico suponer que todos los estratos tienen especies en desarrollo, sin que esto quiera decir que todas llegan a la madurez (Gomez et al. 2005).

Este tipo de perfil refleja claramente los estratos que posee un bosque debido a que ambos ejes poseen la misma escala y son fácilmente interpretados al proporcionar las alturas de los árboles; haciéndose posible proponer una capa de dosel, subdosel y sotobosque (Esquivel 2000). En realidad esto se aprecia mejor para el caso de la parcela 1, más que en la 2 y 3, donde hay poca presencia de árboles y arbustos.

De manera general se puede decir que sólo los árboles *Dendropanax arboreus*, *Ficus sp.* e *Inga sp* de la parcela 1 representan el "Estrato A", compuesto por árboles mayores de 30m de altura. El "Estrato C", continuo y muy denso con muchas ramas y follaje, esta compuesto por *Lonchocarpus sp.* *Brosimum utile*, *Inga sp.*, un *Moraceae*, *Brosimum sp.*, *Iriartea deltoidea* y dos *Compsonera sprucei*, por ser árboles mayores de 10m de altura (Gómez et al. 2005).

El estrato D está compuesto por árboles y arbustos no mayores de 10m de altura, incluyendo palmas, helechos y hierbas altas. Congruente con esto, los géneros que más se repiten son *Iriartea*, *Grias* y *Ocotea*. Por último el sotobosque: en el "Estrato E" se incluye la vegetación herbácea, helechos y plántulas de varios centímetros hasta 1m o más (Gómez et al. 2005).

Por el hecho de no haber tomado en cuenta la pendiente del terreno, la interpretación del perfil del bosque no refleja la realidad total del sitio. Por esta razón, y por excluir plantas de ciertos tamaños en las diferentes subparcelas, se habla de que este es un perfil idealizado. Siempre que se valla a hacer un estudio de este tipo es recomendable incluir otro eje para obtener figuras en tres dimensiones.

Bibliografía

- Esquivel, L. 2000. Métodos para el análisis fisionómico y estructural, mediante perfiles del bosque El Naranjal. En: Bolaños, F. y J. Lobo (eds) *Biología de Campo*, 2000. San José, Costa Rica p 39-44
- Fournier, L. 1970. *Fundamentos de Ecología Vegetal*. Edición provisional. 108.
- Gómez-Laurito, J., R. Ortiz, y T. Robles. 2005. La estructura vertical del bosque de Golfito. 107-118. Lobo, J. y F. Bolaños (eds). *Historia Natual de Golfito*. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, Santo Domingo de Heredia.
- Krebs, C. 1985. *Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia*. 2da edición. Ed. Haria. México. 451-472, 512.
- Maldonado, T. 2005. Características geográficas de la región de Golfito. 19-23. Lobo, J. y F. Bolaños (eds). *Historia Natual de Golfito*. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, Santo Domingo de Heredia.
- Richards, P. 1996. *The Tropical Rain Forest*. 2da edición. Ed. Universidad de Cambridge. EEUU. 26-48.
- Parker, G.G, y M.J. Brown. 2000. Forest canopy stratification- is it useful? *American Naturalist* 155: 473-484.

Cuadro 1. Número de individuos y ubicación en cada parcela y subparcela de las plantas estudiadas.

Parcelas	1			2			3			Total
	DAP 10-25	DAP <10	DAP >25	DAP 10-25	DAP <10	DAP >25	DAP 10-25	DAP <10	DAP >25	
Identificación										
<i>Andira sp</i>		1								1
Araceae								1		1
Arecaceae		1								1
<i>Brosimum sp</i>	1									1
<i>Brosimum utile</i>						1				1
Clusiaceae		1								1
<i>Compsonura sprucei</i>	1						1			2
<i>Cyclantus sp</i>								2		2
<i>Dendropanax arboreus</i>			1							1
<i>Erythrina sp</i>								1		1
<i>Ficus sp</i>			1							1
Flacourtiaceae				1						1
<i>Geonoma sp</i>								1		1
<i>Grias cauliflora</i>		2								2
<i>Grias sp</i>								1		1
<i>Histeria sp</i>		1								1
<i>Inga sp</i>	1							1	1	3
<i>Iriartea deltoidea</i>				1	2					3
<i>Iriartea sp</i>	1									1
Lauraceae		1								1
<i>Lonchocarpus sp</i>						1				1
<i>Miconia sp</i>		1								1
Moraceae				1						1
<i>Ocotea sp</i>				1				1		2
Rubiaceae	1				1					2
<i>Symphonia sp</i>		1								1
<i>Talisia sp</i>					1					1
<i>Tetrasilacium sp</i>		1								1
<i>Zamia sp</i>								1		1
Total	5	10	2	4	4	2	1	9	1	38

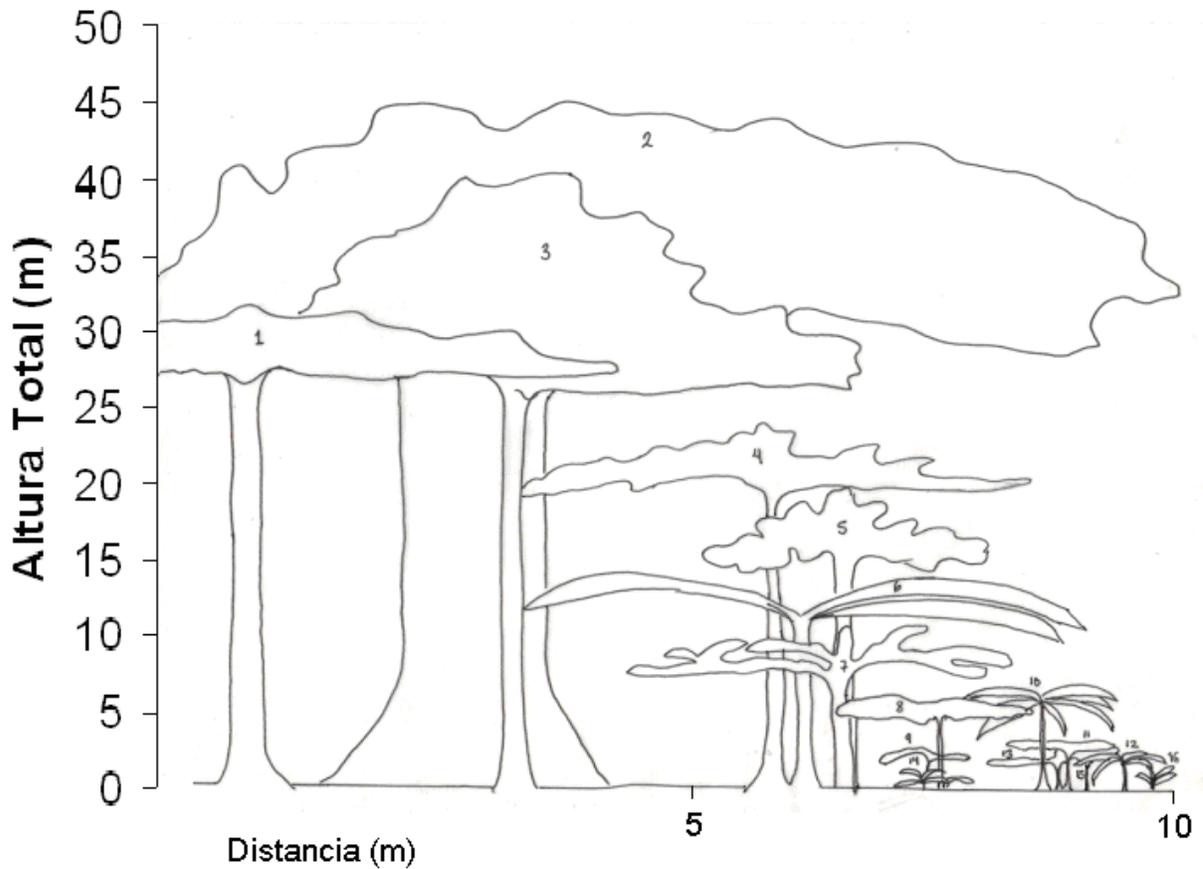


Fig. 1: Perfil del bosque de la parcela 1. Clave para la identificación: (1)*Dendropanax arboreus*, (2)*Ficus sp*, (3)*Inga sp*, (4)*Inga sp*, (5) *Compsonera sprucei*, (6)*Iriartea*, (7)*Brocinum sp*, (8)*Histeria*, (9) palma, (10) *Tetratilacium*, (11)*Lauraceae*, (12)*Lauraceae* (13)*Symphonia*, (14)*Grias cauliflora*, (15) *Clusiaceae*, (16)*Andira*.

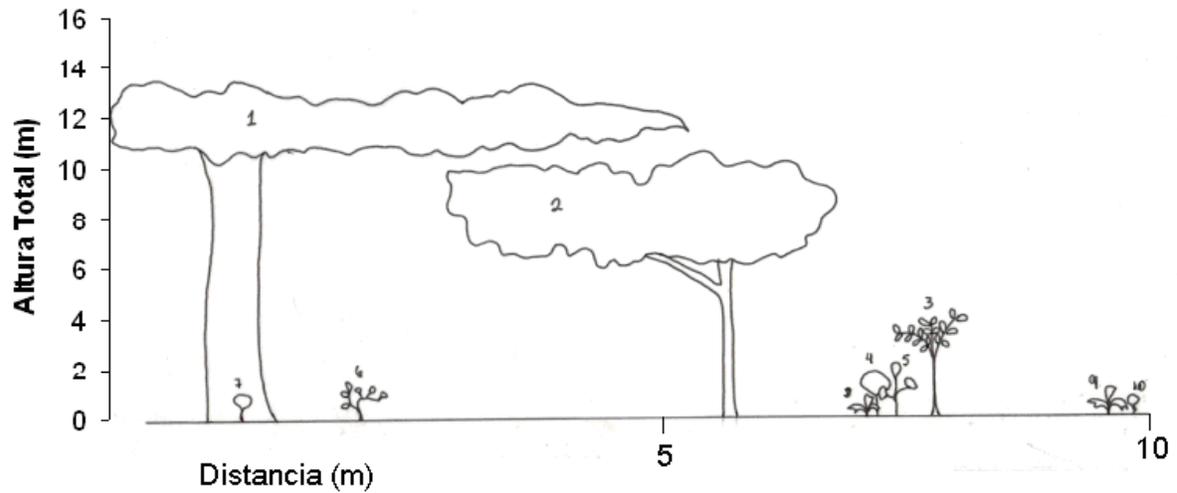


Fig. 2: Perfil del bosque de la parcela 2. Clave para la identificación: (1) *Inga sp*, (2) *Compsonera sprucei*, (3) *Inga sp*, (4) *Geonoma*, (5) *Erythrina sp.*, (6) *Ocotea*, (7) *Grias*, (8) *Cyclantus*, (9) *Cyclantus*, (10) *Araceae*.

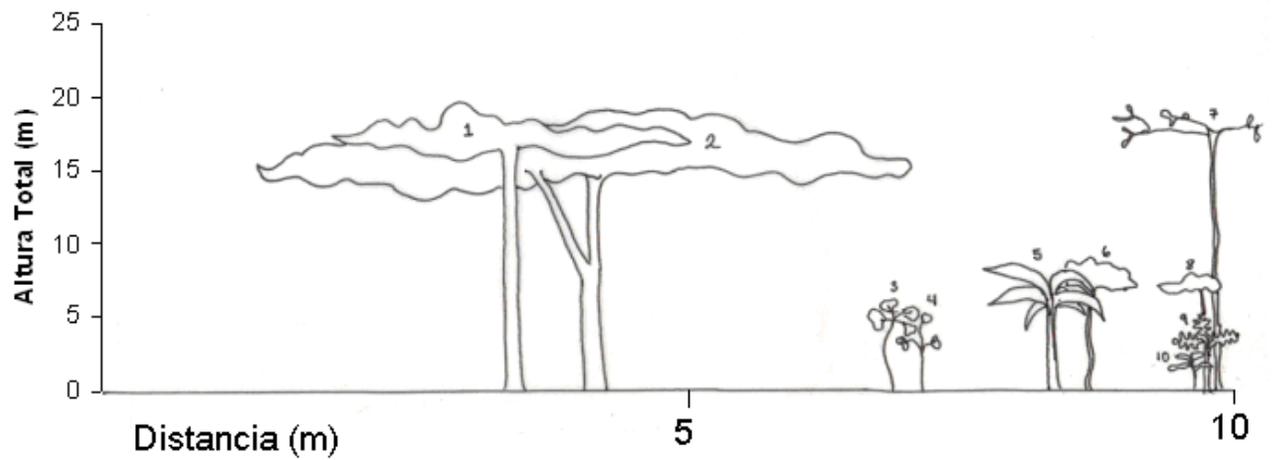


Fig. 3: Perfil del bosque de la parcela 3. Clave para la identificación: (1) *Lonchocarpus sp*, (2) *Brosimum utile*, (3) *Talisia sp*, (4) *Rubiaceae*, (5) *Iriartea*, (6) *Flacourtiaceae*, (7) *Moraceae*, (8) *Ocotea sp*, (9) *Iriartea*, (10) *Iriartea*.

Variación en la diversidad y abundancia del zooplancton marino según el sitio, el tipo de red y arrastre

Melissa Calderón

Coordinador: Álvaro Morales

Golfo Dulce, localizado en el Pacífico Sur de Costa Rica, es una estructura de origen tectónico con forma de fiordo, muy profunda en el centro (>200m) y aproximadamente 50 km de longitud y 10-15 km de ancho. Dada su morfología, solo un limitado intercambio de agua ocurre entre el golfo y el océano; como consecuencia de esto se produce temporalmente un fondo de aguas anóxicas en la base interna, siendo así el único fiordo tropical con fondo anóxico a lo largo de la costa pacífica de América (Hebbeln et al. 1996).

El zooplancton tiene representantes de casi todos los grupos animales marinos, los cuales pueden permanecer toda su vida como plancton, o entran y salen de la zona planctónica en diferentes momentos de su ciclo de vida (Haskel et al. 1972). Son incapaces de sobreponerse a las corrientes marinas debido a que son pequeños o a que su movilidad es insuficiente (Barnes 1996), sin embargo, pueden migrar en la columna de agua verticalmente, y su distribución por lo general suele ser en parches que dependen en parte de las condiciones oceanográficas y bioquímicas (Harris et al. 2000).

Debido a su distribución diferencial, los diferentes tamaños del zooplancton, las diferentes capacidades de nado de adultos y juveniles, es complejo sacar conclusiones sobre el zooplancton a partir de una pequeña muestra recogida en el mar, por lo que es muy importante la selección del método más adecuado según los intereses del investigador, siendo el tamaño del poro de la red un factor crítico en la selección de los organismos (Raymont, 1983; Omori e Ikeda 1984). Además, existen problemas por el método de muestreo, como las medidas imprecisas del volumen filtrado por una red, la obstrucción de los poros y el escape de organismos, el tamaño o forma de la boca de la red, o por las microcorrientes que se forman al realizar un arrastre (Park et al. 1989). Otro aspecto importante es la velocidad de arrastre que determina el tipo y estado de integridad del zooplancton, porque en velocidades altas se aumenta la presión de filtración, deterioro de material y rotura de la red, no así en redes lentas de 200 y 500 μm de poro, con las que se utilizan velocidades lentas de un nudo (Boltovskoy 1981).

El presente trabajo pretende determinar diferencias en la abundancia del plancton marino, influenciadas por el tamaño del poro de la red de arrastre (200 o 500 μm) y el tipo de arrastre (vertical u horizontal) y el sitio muestreado (frente a Punta Mala y frente a Playa Cacao).

Materiales y Métodos

Los muestreos fueron realizados en Golfo Dulce, Puntarenas, durante los días 22, 23 y 24 del mes de enero del 2008, y consistieron en hacer dos arrastres, verticales u horizontales, con dos tipos diferentes de red, uno con una red de poro de 200 μm y otro con una red de 500 μm , ambas cónicas, con una abertura de 0,49 m de diámetro y 2-2,30 m de largo. El día 22 se realizaron arrastres horizontales frente a Punta Mala, el día 23, arrastres horizontales frente a Playa Cacao y el día 24, arrastres verticales frente a Punta Mala.

Los tres días se trabajó entre las 9 y las 10 am. Para cada sitio se midió la salinidad con un refractómetro, la temperatura del agua, la concentración de oxígeno, el porcentaje de saturación y la temperatura ambiente utilizando un medidor de oxígeno YSI. Para determinar la transparencia del agua se usó el disco de Secchi. La nubosidad, la fuerza del viento, el oleaje y la avifauna se determinaron cualitativamente por observación.

Los arrastres horizontales fueron realizados a una velocidad de 1 nudo (1,842 km/hr), durante 3 min para la red de 200 μm , y 5 min para la red de 500 μm , y los verticales hasta una profundidad de 30 m. Las muestras de 400 ml fueron fijadas en el campo con formalina al 4%, y preservadas para el análisis de laboratorio con alcohol al 70%. Se analizaron alícuotas de 5 ml, tomadas con una pipeta graduada, hasta obtener un mínimo de 400 individuos por muestra. Los organismos identificados fueron clasificados y cuantificados según taxa, y se calculó la abundancia de individuos por m³ filtrado.

Los volúmenes agua filtrada durante los arrastres se obtuvieron multiplicando la velocidad de arrastre, el tiempo de colecta y el área de abertura de la red, y luego, aplicando el volumen del arrastre, se determinó la concentración de organismos por m³, multiplicando por el volumen de agua filtrado y la fracción de muestra utilizada.

En el análisis estadístico se utilizaron pruebas de χ^2 , para buscar diferencias en cuanto a la abundancia de organismos por m³ filtrado, según el tipo de red por sitio y el tipo de red por arrastre. También se analizó la concentración de individuos por sitio según el tipo de arrastre. Además se calculó el índice de Morisita para determinar la similitud entre sitios y tipos de arrastre según la red.

Resultados

Las condiciones ambientales observadas fueron muy semejantes durante los tres días de trabajo en los dos sitios estudiados (Cuadro 1), solamente la transparencia del agua de Playa Cacao fue muy diferente (mucho menor) a las reportadas para Punta Mala en ambos días de trabajo, probablemente al haber una mayor acumulación de sedimentos o contaminación, sin embargo, dada la similitud de las otras condiciones, se espera que los resultados sean mayormente influenciados por la metodología empleada.

En total para los tres días de muestreo, se contabilizaron en el laboratorio 4520 individuos, de los cuales 3305 corresponden a la red de 200 μm y 1215 para la de 500 μm . A partir de las abundancias por alícuotas, los volúmenes de muestra y los volúmenes totales muestreados, se determinó la abundancia total de individuos por metro cúbico (Cuadro 2).

Se identificaron 12 taxas: Crustacea (Amphipoda, Cladocera, Copepoda, Ostracoda y diversas larvas); Gastropoda, Cnidaria, Ctenophora, Polichaeta, Echinodermata, Hemichordata (Apendicularia y Thaliacea) y Chordata (Chaelognatha y Osteichthyes), los cuales fueron agrupados para su estudio en: Copépodos, Apendicularia y Salpas (Thaliacea), Larvas de crustáceos, Cladóceros y Ostrácodos, Ictioplancton (Larvas y huevos de peces), Gastrópodos, Quetognatos y Otros (Cnidaria, Ctenofora, Polichaeta, Echinodermata, Amphipoda). Las abundancias totales por categoría se muestran en el Cuadro 2.

Los copépodos siempre fueron la clase más abundante, para ambos tipos de red, seguidos de las apendicularias, salpas y larvas de crustáceos. Los quetognatos fueron la clase menos abundante para ambas redes. Se encontraron diferencias

significativas entre la cantidad de individuos recolectados por las diferentes redes, tanto para ambos sitios muestreados ($\chi^2= 873.6$; $gl= 1$; $p< 0.001$ y $\chi^2= 1006.5$; $gl= 1$; $p< 0.001$), como para el tipo de arrastre ($\chi^2= 0.318$; $gl= 1$; $p=0.573$ y $\chi^2= 30.51$; $gl= 1$; $p< 0.001$), siendo siempre mayor la cantidad de individuos recolectados con la red de 200 μm .

Al analizar la concentración de zooplancton obtenida en Punta Mala con el arrastre horizontal, se observan diferencias significativas en cuanto a las concentraciones obtenidas por los diferentes tipos de redes ($\chi^2= 99.91$; $gl= 7$; $p< 0.001$). Lo mismo se observó para el arrastre vertical ($\chi^2= 25.24$; $gl= 7$; $p< 0.001$), y el arrastre horizontal en Playa Cacao ($\chi^2= 149.77$; $gl= 7$; $p< 0.001$).

Al comparar los tipos de arrastre realizados, se observó que los individuos más abundantes recolectados siempre fueron los copépodos, seguidos de las apendicularias y salpas, y los cladóceros y ostrácodos. Las cantidades de larvas de crustáceos obtenidas para ambos tipos de arrastre y red fueron muy similares.

El índice de Morisita (Cuadro 3) indicó la diversidad de especies encontrada en ambos tipos de arrastre fue muy similar, tanto para la red de 200 μm (0,99) como para la de 500 μm (0,96). Lo mismo se observó para la similitud entre los sitios, donde fueron muy similares para la red de 200 μm (0,97), pero menos similares para la red de 500 μm (0,84).

Discusión

La bahía muestreada frente a Punta Mala, refleja una condición intermedia entre las aguas externas y las aguas internas del Golfo, mientras que la bahía muestreada frente a Playa Cacao refleja las condiciones típicas de Bahía Golfito, cerca de la boca del manglar Llano Bonito (Morales 2008, com pers). Las condiciones ambientales registradas fueron muy similares para ambos sitios, por lo que se podría considerar al Golfo Dulce como un ambiente bastante homogéneo, lo cual puede deberse a los movimientos de agua realizados por la marea. Esto podría explicar también los altos índices de similitud observados para los dos sitios estudiados, en cuanto a la abundancia de especies obtenida (Cuadro 3).

La menor visibilidad observada frente a Playa Cacao podría deberse a varios factores, uno de los cuales es una mayor abundancia de fitoplancton, y por ende una mayor productividad. En áreas cercanas a la orilla del estuario, fenómenos de regeneración de nutrientes pueden determinar índices de productividad diferentes a los esperados en la zona central del golfo (Brenes y León 1988). La contaminación producida por detergentes sintéticos y otras sustancias producto de la urbanización en Playa Cacao, zonas aledañas a la boca del manglar y a los ríos que desembocan allí, puede estar aportando compuestos orgánicos, fosforados y nitrogenados al ecosistema marino, que estén promoviendo el crecimiento del plancton (Bermúdez 1998), y por ende, aumentando la productividad y disminuyendo la transparencia del agua.

Es posible que la mayor abundancia de zooplancton observada en Playa Cacao se deba a la utilización de ciertos sectores costeros, como el manglar, como sitio de desove y criadero de muchas especies de crustáceos, lo que podría explicar una cantidad de larvas de crustáceos en este sitio. También la mayor cantidad de detritus en las aguas de esta estación, debido a la cercanía con la costa, puede aumentar la abundancia de organismos que explotan tal recurso, así como de depredadores de estos detritívoros.

Copepoda fue un grupo muy abundante en ambos sitios, ya que son los constituyentes más abundantes y pueden llegar a representar hasta un 80% de la comunidad (Omori e Ikeda 1984) por lo que es de esperar que en los muestreos sean predominantes. Según Raymont (1983), Cladocera es un grupo que puede ser de gran importancia en aguas costeras. Son susceptibles a la salinidad, no tolerando concentraciones muy altas. Se esperaría entonces que estén en mayor abundancia en Playa Cacao, donde los niveles de sal son menores, debido a una mayor influencia del aporte de agua dulce de los ríos cercanos (Morales 1999 com. pers.). Sin embargo, los datos de salinidad no variaron significativamente entre ambos sitios, lo que explicaría porque la cantidad de cladóceros encontrada no difirió entre los sitios.

Comparar la variabilidad de organismos encontrados y la efectividad de los tipos arrastres es muy complejo, ya que éstas dependen de las características biológicas de cada especie, de las capacidades de nado de adultos, juveniles y larvas, de los depredadores y los hábitos alimenticios (Omori e Ikeda 1984). De esta forma, la distribución horizontal y vertical son cambiantes para los taxos.

Según Fragopoulou et al. (1990), el zooplancton se ve limitado, en cuanto a sus migraciones verticales, por la temperatura de los estratos, por lo que se forman concentraciones de organismos a determinadas profundidades. Esto explicaría la mayor cantidad de individuos obtenidos por el arrastre horizontal, indicando que el zooplancton tiende a permanecer en la superficie del agua, posiblemente, dada la abundancia del fitoplancton del cual se alimentan. Esto explicaría también la similitud encontrada para los tipos de arrastre, ya que la cantidad de organismos distribuida en el mismo estrato, tendería a ser homogénea, si son las condiciones ambientales las que determinan su composición.

Sin embargo, el zooplancton se distribuye heterogéneamente según la profundidad, dado el comportamiento activo de algunas especies, las migraciones verticales periódicas, ontogenia, la temperatura, la distribución de biomasa de fitoplancton y en general, por una mayor influencia trófica (Davis y Wiebe 1985), por lo que se esperarían encontrar bajos índices de similitud en los arrastres verticales. La gran similitud encontrada en este estudio indica que se colectaron muchos organismos de los mismos grupos, que puede deberse a defectos mismos del tipo de muestreo, como la velocidad de arrastre, al comportamiento de otros organismos a rehuir de la red, ya que muchos invertebrados planctónicos tienen la capacidad de percibir objetos acercándose. También se debe tomar en cuenta que partículas mayores al tamaño del poro no son retenidas, y los organismos con formas irregulares son retenidos más efectivamente que los que tienen superficies más lisas o esféricas (Boltovskoy 1981).

Todas estas características citadas son las que marcan las diferencias que se dan entre los arrastres horizontales y verticales; un grupo podría ser mejor muestreado por un arrastre vertical, pero si se trata de organismos que no descienden en los estratos marinos, no sería tan bien representado en un arrastre vertical como en uno horizontal.

Las muestras de zooplancton marino frecuentemente contienen animales de muy diferentes tamaños (George y White, 1985). Sin embargo, el zooplancton de los mares tropicales está determinado por formas pequeñas, menores a 500 μm (Morales 2008, com pers). Bajo estas circunstancias, con una red de menor poro se pueden atrapar tanto adultos como juveniles, mientras que la de mayor tamaño de poro es más eficaz para atrapar los adultos. Además, la eficiencia de una red depende no sólo de su porosidad sino del área superficial de filtración. Esto explica porque la red de 200 μm

fue más efectiva en coleccionar individuos, ya que se obtienen tanto organismos pequeños como los de mayor tamaño, en comparación con la red de 500 μm , con la que se obtienen individuos más grandes, los que no pueden escapar por el poro. También, se explica porque la similitud de especies obtenidas por la red de 200 μm fue mayor en comparación con la similitud obtenida para la red de 500 μm , ya que ésta colecta individuos con base en su tamaño.

Al comparar las cantidades recolectadas por ambas redes, se podría concluir que el zooplancton marino está mayormente compuesto por organismos de tamaños reducidos, y que los adultos u organismos grandes no son tan abundantes. Una explicación es que los depredadores de zooplancton prefieran presas grandes, entonces los organismos de menor tamaño se vean favorecidos (Hopcroft et al. 1998).

Con base a este estudio, se puede concluir que cuando se comparan diferentes tipos de muestreo de zooplancton marino, es mejor utilizar una red de poro pequeño, ya aumenta el número de individuos que se pueden atrapar, y que la composición de individuos por el tipo de arrastre varía principalmente debido a las características biológicas de cada taxa.

Bibliografía

- Barnes R. 1996. Zoología de los Invertebrados. 6ta ed. McGraw-Hill Interamericana. Méjico. 1114 p.
- Bermudez, T. 1998. Comparación de muestreos de zooplancton marino utilizando dos tipos diferentes de red. *In*: K. Stoner, D. Briceño y J. Lobo (Eds.). Curso Biología de Campo. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. Pp. 12-17. (mimeografiado).
- Brenes, H. y S. León. 1988. Algunos aspectos fisico-químicos del Golfo Dulce. *Ingeniería y Ciencias Químicas* 12: 12-16.
- Boltovsky, D. 1981. Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y Métodos de Trabajo con el Zooplancton Marino. Publicación especial del INIDEP. Argentina. 936 p.
- Davis, C. y P. Wiebe. 1985. Macrozooplankton Biomass in a Warm-Core Gulf Stream Ring: Time Series Changes in Size Structure, Taxonomic Composition, and Vertical Distribution. *Journal of Geophysical Research*, 90:8871-8884.
- Fragopoulou, N. y J. Lykakis. 1990. Vertical distribution and nocturnal migration of zooplankton in relation to the development of the seasonal thermocline. *Marine Biology* 104: 381-387.
- George, D. y N. White. 1985. The relationship between settled volume and displacement volume in samples of freshwater zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 7:411-414.
- Harris, R; P. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjodal y M. Huntley. 2000. Zooplankton Methodology Manual. Academic Press. San Diego. 684p.
- Haskel, S. y D. Sygoda. 1972. Zooplankton in a marine bay. Horizontal distributions used to estimate net population growth rates. *Marine ecology* 41: 43-52.
- Hebbeln D; D. Beese y J. Cortés. 1996. Morphology and sediment structures in Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44, Suppl. 3:1-10.

- Hopcroft, R; J. C. Roff y D. Lombard. 1998. Production of tropical copepods in Kingston Harbour, Jamaica: The importance of small species. *Marine Biology*. 130: 593-604
- Omori, M. y T. Ikeda. 1984. *Methods in Marine Zooplankton Ecology*. John Wiley & Sons, Inc. EEUU. 332 p.
- Park, CH; J. Wormuth y G. Wolff. 1989. Sample variability of zooplankton in the nearshore off Louisiana with consideration of sampling design. *Continental Shelf Research*. 9 (2): 165-179.
- Raymont, J. 1983. *Plankton and Productivity in the Oceans*. 2da. edición. Vol. II. Pergamon Press. Gran Bretaña. 824 p.

Cuadro 1. Condiciones ambientales durante los muestreos. Golfito, 2008.

Sitio	Punta Mala	Playa Cacao	Punta Mala
Temperatura (°C)	28	29	29
Salinidad (ppm)	29	27	27
Cn O ₂ (mg/L)	7.91	6.74	6.93
Transparencia (m)	6.82	2.4	6.75
Viento	Nulo	Leve	Leve
Oleaje	Leve	Leve	Leve
Nubosidad	1/08	1/08	1/08
Aves	Pelícanos, Gaviotas	Pelícanos, Gaviotas y Golondrinas	Gaviota
Tipo de arrastre	Horizontal	Horizontal	Vertical
Vol filtrado red 200µm (m ³)	20.1	16.66	5.43
Vol filtrado red 500µm (m ³)	33.51	27.76	5.43
Concentracion ind (ind/m ³) 200µm	44.48	118.61	85.27
Concentracion ind (ind/m ³) 500µm	18.29	15.81	31.86

Cuadro 2. Diversidad y abundancia de zooplancton (individuos/m³) encontradas según el sitio, tipo de arrastre y tipo de red utilizadas. Golfito, 2008.

Taxa	Punta Mala		Playa Cacao		Playa Cacao	
	Horizontal		Vertical		Horizontal	
	200 micras	500 micras	200 micras	500 micras	200 micras	500 micras
Copepodos	1443	111	1449	53	3604	42
Cladoceros y Ostracodos	113	3	255	7	170	12
Larvas de crustaceos	46	9	49	7	480	24
Gastropodos	31	11	34	3	91	2
Ictioplancton	67	27	5	1	94	16
Apendicularia y Salpas	329	29	265	21	178	2
Quetognatos	17	6	29	3	65	4
Otros	101	0	54	2	60	3
Total	2146	196	2141	99	4742	105

Cuadro 3. Índice de similitud de Morisita de la composición grupal entre sitios y tipos de arrastre, según la red.

	200 micras	500 micras
Sitio	0.97	0.84
	0.99	0.96

Densidad y características morfométricas de *Anadara tuberculosa* y *A. similis* (Bivalvia: Arcidae) en tres manglares de Golfito

Ignacio Escalante

Coordinadora: Margarita Silva

Moluscos bivalvos como *Anadara tuberculosa* y *A. similis* y otros árcidos son habitantes comunes de los manglares de la costa pacífica de Costa Rica (Silva 2005). Estos son habitantes excavadores del fondo lodoso tipo arcilloso y limo-arcilloso (Silva y Bonilla 2001), asociados a las raíces de la vegetación típica de mangle, principalmente *Rhizophora mangle*, *R. racemosa*, *Avicennia germinans* y *Pelliciera rhizophorae* (Picado 2001). Ambas son especies dioicas y sin dimorfismo sexual apreciable a simple vista, sin embargo, la coloración y contextura de la gónada sirven de carácter distintivo entre sexos (Cruz 1984a y 1984b). Se alimentan principalmente, filtrando detritos y materia orgánica durante la marea alta (De la Cruz 1994). Son estas especies, además, parte fundamental en las redes tróficas de un ecosistema tan productivo como los manglares (Silva 2005).

Estas especies, conocidas popularmente como pianguas, han sido explotadas desde la década de 1950 en nuestro país (Campos *et al.* 1990). Su extracción directa constituye una importante actividad artesanal y el sustento económico para numerosos pobladores del pacífico sur costarricense. Su carne representa una gran fuente renovable de proteínas, además de que tienen un rápido crecimiento, pues entre 18 y 24 meses alcanza su valor comercial (De la Cruz 1994) y alcanzan la madurez sexual temprano, entre 23-26mm de longitud (Silva y Bonilla 2001). Por estas razones y por habitar en altas densidades, las convierten en el recurso más explotados de los manglares (Cruz y Palacio 1983). En el Pacífico Sur se han reportado hasta 5 millones de pianguas extraídas al año (Jiménez 1994). Sin embargo, la extracción masiva y sin un plan de manejo basado en estudios rigurosos de las poblaciones de pianguas ha generado una disminución en el número de pianguas, su tamaño, talla y rendimiento (Silva y Bonilla 2001).

Para la costa pacífica de Costa Rica, aunque son varios los estudios sobre estas especies, muy poco se conoce sobre otros aspectos como la disponibilidad, pesquería y estructura de la población (Cruz y Palacios 1983). Más se conoce del Pacífico Norte, sobre todo acerca de su reproducción, ciclos de vida y madurez sexual (Cruz 1984a y 1984b, Ampie y Cruz 1989) y otros sobre su biometría y poblaciones, pero enfocados a *A. tuberculosa* (Cruz y Palacios 1983). Para el Pacífico sur la información es más escasa, pese a que aquí se encuentran los manglares más diversos y mejor estructurados de dicha costa, gracias a un gran aporte de agua dulce (Silva 2005). Para esta zona se ha estudiado la estructura poblacional de *A. tuberculosa* en Sierpe-Térraba (Campos *et al.* 1990). Más recientemente, se han estudiado las poblaciones de pianguas de los manglares de Golfito. Principalmente el manglar de la Purruja (Fernández 2000, Silva y Bonilla 2001), y los manglares de El retorno y Llano Bonito (Picado 2001, Calderón 2003). En todos, se ha encontrado tallas promedio menores a las permitidas por la ley para su extracción, y se ha encontrado disminuciones en otras características morfológicas de las pianguas. Por lo que es necesario evaluar periódicamente estas poblaciones y otras en manglares de la zona que también son explotados con estos fines, como el de La Trocha y el Km 5.

Por tanto, el objetivo de este trabajo es comparar la densidad, estructura poblacional y proporción sexual de las pianguas *A. tuberculosa* y *A. similis*. También se pretende evaluar características morfométrica como la longitud de la concha, peso y rendimiento, para tres manglares de Golfito. Así como aportar datos de otros manglares no estudiados anteriormente.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó los días 22, 23 y 24 de enero de 2008 en tres manglares diferentes de Golfito, Puntarenas, en el Pacífico Sur de Costa Rica. Se visitó el manglar de Llano Bonito, frente al Depósito Libre Comercial de Golfito; el manglar conocido como La Trocha y el del Kilómetro 5. En cada sitio se realizaron dos cuadrículas de 10x10m, en las cuales un grupo de 6-7 estudiantes colectó las pianguas disponibles con la ayuda de tres piangueros.

En el laboratorio se separaron las pianguas en tres categorías arbitrarias de tamaño (grande, mediana y pequeña) y se procesó el 35% de las pianguas de cada categorías. A cada individuo se le determinó la especie, se le midió la longitud del ancho de las valvas con un calibrador de 0.05mm de precisión; además se les midió el peso total y el peso fresco (correspondiente al peso de carne sin los fluidos corporales) con una balanza granataria de 0.1g de precisión. Se calculó el porcentaje de rendimiento de cada piangua, entendido éste como la razón entre el peso fresco entre el peso total, multiplicado por cien. Por último, se determinó el sexo de cada individuo procesado mediante una disección en el área de las gónadas (hembras con gónadas color naranja y consistencia granulosa, y los machos con gónadas color blanco con una consistencia pegajosa). Se catalogó como "sexo indeterminado" aquellos individuos en los que no era posible su determinación, posiblemente por ser juveniles.

Para el análisis de datos se hicieron Análisis de Varianza (ANDEVA) para comparar la abundancia y las densidades de cada especie en los tres sitios muestreados. También se realizó un ANDEVA para el rendimiento de las pianguas por especies y por lugares, y de igual forma se analizó la proporción de sexos. Por último, se realizó un ANDEVA para comparar la longitud de las pianguas por sitio y por especie.

Con el fin de identificar la relación entre las características morfométricas, se realizó una regresión exponencial entre la longitud del cuerpo y el peso total para las dos especies. Además, se hizo una regresión lineal entre el peso fresco y el peso total, y entre el rendimiento y la longitud de la piangua.

Resultados

Se procesaron 712 pianguas, de las cuales 128 pertenecen a *Anadara similis* y 584 a *A. tuberculosa*. Siendo esta especie la más abundante en los tres sitios ($F=14.66$; $gl=1/4$; $p=0.019$) y con mayores densidades (Cuadro 1) ($F=24.84$; $gl=1/4$; $p=0.008$): $0,97 \text{ ind/m}^2$ para *A. tuberculosa* y 0.21 ind/m^2 para *A. similis*. Aunque los tres manglares no presentaron diferencias significativas en el número de pianguas ($F=0.19$; $gl=2/3$; $p=0.84$), se encontraron más individuos de *A. tuberculosa* en el manglar de La Trocha, y más individuos de *A. similis* en el manglar del Depósito (Cuadro 1). Las abundancias más bajas se registraron en el manglar del Km 5. El mismo patrón se observa para la densidad de individuos, aunque tampoco se encontró diferencias en las densidades entre lugares ($F=0.16$; $gl=2/3$; 0.86).

Se observó que la longitud de las pianguas no es diferente entre especies ($F=0.537$; $gl=2/3$; $p=0.632$), sin embargo, la longitud promedio es mayor para *A. tuberculosa* ($44.29 \pm 6.69 \text{ mm}$) que para *A. similis* ($43.55 \pm 3.76 \text{ mm}$). Tampoco se observó

diferencia en la longitud entre los lugares muestreados ($F=2.97$; $gl=2/3$; $p=0.194$). Aunque las mayores tallas para ambas especies se registraron en La Trocha (Cuadro 1).

Tanto *A. tuberculosa* ($F=1857.5$; $gl=1/581$; $p<0.001$) como *A. similis* ($F=126.6$; $gl=1/126$; $p<0.001$) presentaron un incremento exponencial del peso total del cuerpo según la longitud del mismo (Fig. 1). Esta relación fue mayor en *A. tuberculosa* (Fig.1).

Tanto *A. tuberculosa* ($F=1935.9$; $gl=1/582$; $p<0.001$; $b=0.15$) como *A. similis* ($F=101.7$; $gl=1/126$; $p<0.001$; $b=0.17$) presentaron un aumento del peso fresco en relación del peso total (fig. 2). La relación es menor para *A. tuberculosa* que para *A. similis*. Sin embargo, *A. similis* presentó un mayor rendimiento, $24.41\pm 8.40\%$ que *A. tuberculosa*, $19.74\pm 5.37\%$ ($F=14.38$; $gl=1/714$; $p<0.001$). Y este comportamiento es el mismo para los tres sitios estudiados (Fig. 3). El rendimiento de *A. similis* fue el mismo en los tres manglares ($F=1.482$; $gl=2/125$; $p=0.233$), sin embargo, el rendimiento de *A. tuberculosa* varió entre los sitios ($F=7.083$; $gl=2/581$; $p=0.001$), siendo el manglar del Depósito el lugar con mayor rendimiento para ambas especies (Cuadro 1). No se encontró relación entre el rendimiento y la longitud de la piangua (fig. 4) para *A. similis* ($F=0.016$; $gl=1/126$; $p=0.90$; $b=-0.42$), ni para *A. tuberculosa* ($F=2.150$; $gl=1/582$; $p=0.171$; $b=-0.24$).

Para ambas especies, se encontraron más hembras que machos (Cuadro 1). En cuanto a los individuos de sexo indefinido se encontró un 12.7% para *A. tuberculosa* y un 7.8% para *A. similis*. En cuanto a la proporción de sexos, se observó que está no varía entre especies ($F=0.254$; $gl=1/4$; $p=0.641$). Aunque se nota que es mayor para *A. similis* (1.51:1) que para *A. tuberculosa* (1.32:1). Sin embargo, se probó que estas relaciones no difieren de la proporción esperada de 1:1 ($\chi^2=0.363$; $gl=1$; $p=0.55$).

En cuanto a la distribución de las pianguas por su longitud, se observa que la mayor cantidad de individuos de *A. tuberculosa* se encuentran entre 45 y 50mm. Para *A. similis*, la mayor cantidad de individuos se encuentra entre 40-45mm (fig. 5).

Discusión

Se encontró un mayor número de individuos de *A. tuberculosa* y a mayores densidades que *A. similis*, esta relación es reportada para estas especies en otras ocasiones (Silva y Bonilla 2001). Es común, en los manglares que se encuentran ambas especies, que *A. tuberculosa* sea la más abundante (Curz 1984b). Y se ha sugerido que *A. similis* se ve desfavorecida frente a la competencia con *A. tuberculosa* (Fernández 2000). Se sugiere además, que es una especie más sensible a la contaminación, y esto afecta su capacidad reproductiva (Picado 2001).

El manglar del km5 es el que presenta menores abundancias y densidades, posiblemente, por que es el más explotado de los tres estudiados (M. Silva, com. pers.), está más cerca de los centros urbanos de la zona y es de fácil acceso. Tanto en número de individuos de ambas especies, como en el rendimiento de *A. tuberculosa*, este manglar es el que presenta menores números (Cuadro 1 y fig. 3). Estos datos sugieren que este es el manglar que estaría en riesgo de sufrir sobreexplotación (Silva 2005). Por el contrario, los otros manglares presentan números más favorables para las poblaciones de pianguas. El manglar del Depósito presentó mayor rendimiento para *A. tuberculosa* y *A. similis*. Sin embargo, en el manglar de La Trocha se encontraron mayores densidades. Esto se puede deber a la diferente presión de extracción que sufren estos lugares. El manglar de La Trocha es el más alejado de los centros urbanos, y se requiere tomar un bote desde Golfito para llegar ahí, por lo que es posible que la

extracción que ahí se realiza sea poca. Por otra parte, el manglar del Depósito se encuentra bajo una enorme influencia de desechos orgánicos urbanos que llegan desde 4 ríos y quebradas cercanas (Picado 2001). Se sabe que estas características favorecen el establecimiento de muchas especies de bivalvos (De la Cruz 1994). Por lo que las conchas de estos animales, sobre todo ostras, al morir se depositan en el sedimento y dificultan la labor de extraer pianguas. Además, dichos desechos generan malos olores y esto puede generar que la presión de extracción ahí sea menor. Por tanto, como las tallas son diferentes entre los manglares, se dice que tienen una estructura poblacional diferente, con una presión de explotación desigual (Campos *et al.* 1990).

Se encontró una relación positiva en que a mayor longitud del animal, mayor peso total (fig. 1) y a mayor peso total, mayor peso fresco (fig. 2). Esto se da porque conforme las pianguas van creciendo aumentan el tamaño de la concha y el tamaño del cuerpo, sin embargo, esta relación eventualmente se detiene –aproximadamente a unos 31-35mm de largo (Calderón 2003, Silva 2005). Por esta misma razón no se encuentra relación entre la longitud de la piangua y el rendimiento de la misma (fig. 4). El crecimiento de la carne cesa, mientras el de la concha sigue, debido a la incorporación de carbonato de calcio disponible en el agua y otras partículas que pueden adherirse a la concha (Silva y Bonilla 2001).

Los resultados indican que *A. similis* es una especie con mayor rendimiento que *A. tuberculosa* (Cuadro 1). Por lo que en términos de comercialización la primera podría ser más rentable. Sin embargo, *A. similis* se encuentra en menores densidades, por lo que es necesario tomar las dos variables a la hora de diseñar un plan de manejo (Silva 2005). *A. tuberculosa* tiene una forma más globulosa del cuerpo y tiene una concha más gruesa que aquella de *A. similis* (Fretter y Graham 1964), por esto, la segunda tiene un mayor rendimiento.

En cuanto a la proporción de sexos, se encontró que aunque no difiere de la proporción 1:1, se vio que es mayor el número de hembras que de machos. Se conoce que para especies dioicas, tienden a haber más hembras que machos (Fretter y Graham 1964), relacionado también con fluctuaciones en esta relación estacional y geográficamente (Ampie y Cruz 1989). Aparte, se conoce que en los primeros meses del año es común encontrar más hembras que macho (Cruz 1984a, Cruz y Palacios 1984, Ampie y Cruz 1989).

Para Golfito y la zona sur está reportado que la talla más frecuente para las pianguas era de 51-54mm (Campos *et al.* 1990), 49-52 en De la Cruz (1994), 40-50mm (Picado 2001) y 39-45mm (Calderón 2003). Y para este estudio se encontró que la talla promedio está entre 42-44mm. Por lo que es claro que en los últimos 20 años ha habido una significativa disminución en las tallas de las pianguas en los manglares de Golfito. Por ley se deben extraer individuos con una longitud mayor a 47mm (según decreto N° 1337-1ª, Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura). Por lo que estos datos indican que es urgente crear planes de manejo basados en este tipo de estudios, ya que la gran extracción puede causar que se colecten individuos no plenamente desarrollados y se interfiera así con los ciclos reproductivos de la población (Silva y Bonilla 2001). Urgen acciones como veda de manglar o repoblación de pianguas y capacitación a piangueros (Silva 2005). Dichos planes también deben incorporar variables climáticas. Por ejemplo, en épocas del Niño disminuye el rendimiento de la pianguas, como en los primeros meses de 1998, posiblemente por causa de un descenso en las lluvias (Cruz y Palacios 1983, Silva y Bonilla 2001). También es necesario controlar los desechos urbanos que llegan a los manglares directamente o a través de las quebradas aledañas.

Como conclusión, *A. tuberculosa* es una especie de piangua más abundante que *A. similis*, sin embargo, esta última presenta mayor rendimiento que la primera. Ambas presentan una disminución de sus características morfométricas en los últimos años. Por lo que estas poblaciones requieren más estudios para proteger la rentabilidad de la extracción comercial artesanal de pianguas. Por otra parte, las diferencias encontradas entre los tres manglares estudiados pueden ser el resultado de diferencias en la disponibilidad de alimento, características del sustrato y una presión de colecta diferente.

Agradecimientos

A Margarita Silva, por su valioso aporte en la metodología, el análisis e información para el trabajo. A Eduardo Chacón por los comentarios en el borrador de este trabajo. A Jorge Lobo, Federico Bolaños y Gerardo Umaña por sus comentarios para el análisis de datos. A Alfredo, Davis y los piangueros que ayudaron con esta investigación, sacando como el 90% de la pianguas estudiadas, y quienes hacen un enorme esfuerzo todos los días para subsistir pianguando. Y a Doña Sonia y Doña Maritza por el delicioso arroz con piangua que hicieron al final.

Bibliografía

- Ampie, C.L. y R.A. Cruz. 1989. Tamaño y madurez sexual de *Anadara tuberculosa* (Bivalvia: Arcidae) en Costa Rica. *Brenesia* 31: 21-24.
- Calderón, J.C. 2003. Distribución y características morfométricas de *Anadara tuberculosa* y *A. similis* (Bivalvia, Arcidae) en tres manglares. *En*: Bolaños, F. y J. Lobo (eds.). Curso Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. Mimeografiado. Pp. 38-42.
- Campos, M. J., M. L. Fournier L. y R. Soto. 1990. Estimación de la población de *Anadara tuberculosa* (Bivalvia: Arcidae) en Sierpe-Térraba, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 38: 477-480.
- Cruz, R.A. 1984a. Algunos aspectos de la reproducción en *Anadara tuberculosa* (Pelecypoda: Arcidae) en Punta Morales, Puntarenas, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 32(1): 45-50.
- Cruz, R.A. 1984b. Algunos aspectos reproductivos y variación mensual del índice de condición de *Anadara similis* (Pelecypoda: Arcidae) de Jicaral, Puntarenas, Costa Rica. *Brenesia* 22: 95-105.
- Cruz, R. A., J. A. Palacios. 1983. Biometría del molusco *Anadara tuberculosa* (Pelecypoda: Arcidae) en Punta Morales, Puntarenas, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 31: 175-179.
- De la Cruz, A.M. 1994. Stable pollutants in the Bivalve *Anadara tuberculosa* from the Nicoya Gulf, Costa Rica. Tesis de Doctorado. Urife Universiteit, Brussel. 187 p.
- Fernández, M. 2000. Distribución y características morfométricas de *Anadara similis* y *A. tuberculosa* (Bivalvia, Arcidae) en el manglar La Purruja. *En*: Bolaños, F. y J. Lobo (eds.). Curso Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. Mimeografiado. Pp. 45-51.
- Fretter, V. y A. Graham. 1964. Reproduction. *En*: K.M. Wilburg y C.M. Young (eds.), *Physiology of Mollusca*. YoungPublishers. EEUU, 127 p.
- Jiménez, J.A. 1994. Los Manglares del Pacífico de Centroamérica. Editorial Fundación UNA. Heredia, Costa Rica. 352p.

- Picado, J. 2001. Comparación biométrica de *Anadara tuberculosa* y *A. similis* (Pelecypoda: Arcidae) en dos manglares. En: Bolaños, F. (ed.). Curso Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. Mimeografiado. Pp. 75-80.
- Silva, A.M. y R. Bonilla. 2001. Abundancia y morfometría de *Anadara tuberculosa* y *A. similis* (Mollusca: Bivalvia) en el manglar de Purruja, Golfo Dulce, Costa Rica. Revista de Biología Tropical 49: 315-320.
- Silva, M. 2005. Manglares. En: Bolaños, F. y J. Lobo (eds.) Historia Natural de Golfito, Costa Rica. Editorial INBio. Heredia, Costa Rica. 264p.

Cuadro 1. Número total, densidad, distribución de sexos y promedios (\pm desviación estándar) de la longitud, peso fresco, peso total y % de rendimiento de *A. tuberculosa* y *A. similis* para 3 manglares en Golfito.

Especie	<i>A. tuberculosa</i>			<i>A. similis</i>		
	Depósito	Km 5	Trocha	Depósito	Km 5	Trocha
Manglar	186	137	261	76	21	31
Densidad (ind/m ²)	0,93	0,685	1,305	0,38	0,105	0,155
Machos	57	61	102	25	10	12
Hembras	82	70	138	43	11	17
Indefinido	47	6	21	8	0	2
Longitud (mm)	43,51 \pm 7,26	44,47 \pm 6,99	44,88 \pm 5,83	42,52 \pm 4,44	42,38 \pm 2,06	45,77 \pm 4,79
Peso Fresco (g)	4,90 \pm 2,27	5,16 \pm 2,21	5,36 \pm 2,20	4,18 \pm 1,64	4,20 \pm 0,98	4,88 \pm 2,13
Peso Total (g)	25,33 \pm 12,70	29,98 \pm 15,31	27,46 \pm 11,66	17,66 \pm 6,70	19,25 \pm 5,03	21,45 \pm 6,71
Rendimiento (%)	20,39 \pm 6,86	18,09 \pm 2,87	20,15 \pm 6,37	25,89 \pm 14,48	22,35 \pm 3,72	22,17 \pm 7,00

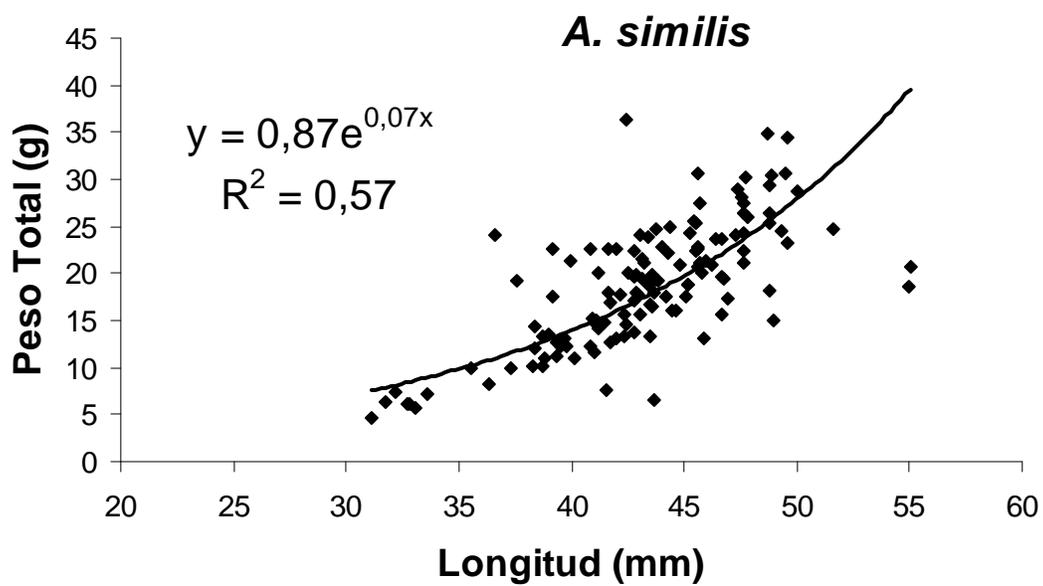
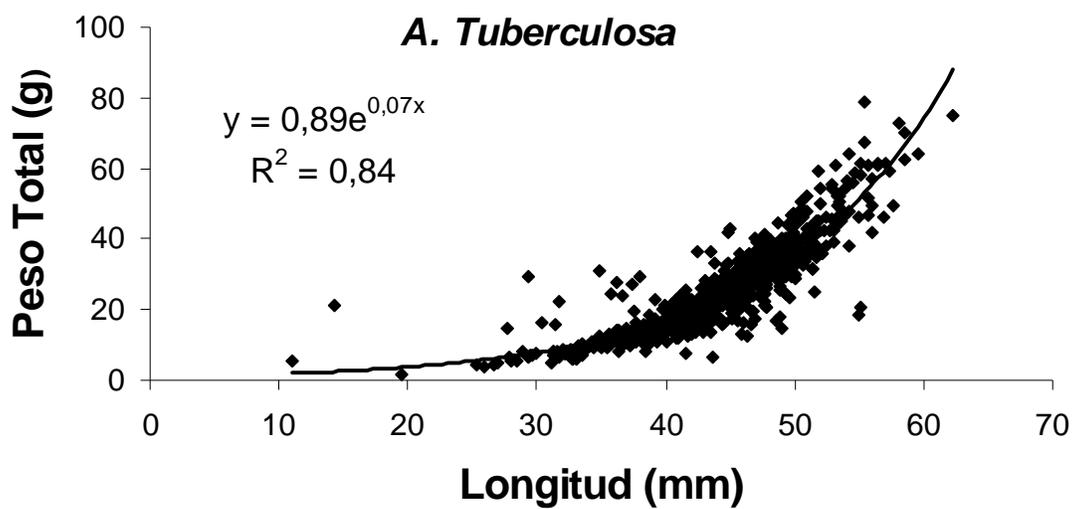


Fig. 1: Peso total según longitud de la concha para *A. tuberculosa* y *A. similis*, en tres manglares de Golfito.

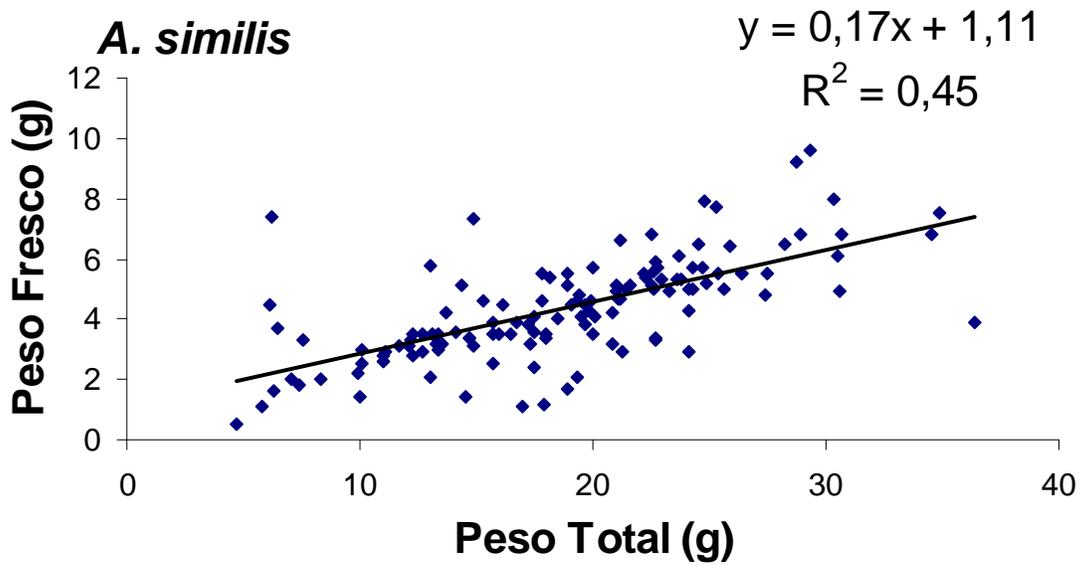
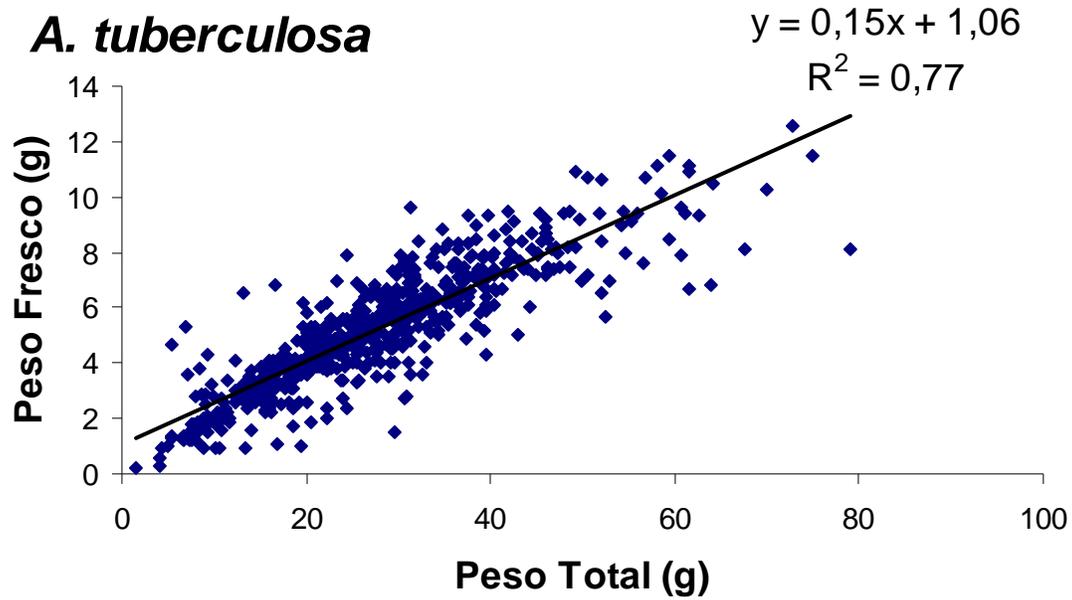


Fig. 2: Relación entre el peso total y el peso fresco para *A. tuberculosa* y *A. similis* en tres manglares de Golfito.

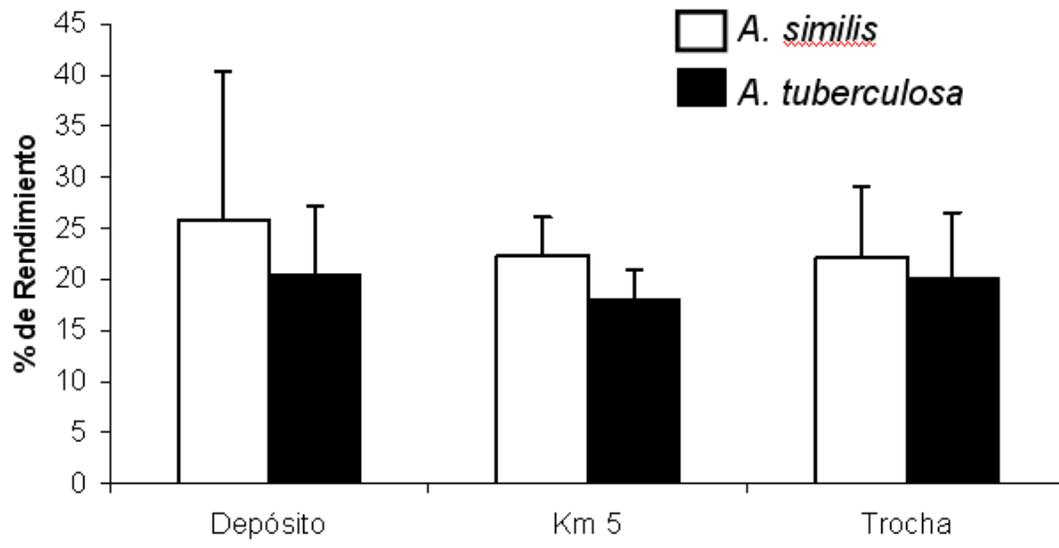


Fig. 3: Promedio del porcentaje de rendimiento (\pm desviación estándar) para *A. tuberculosa* y *A. similis* en tres manglares de Golfito.

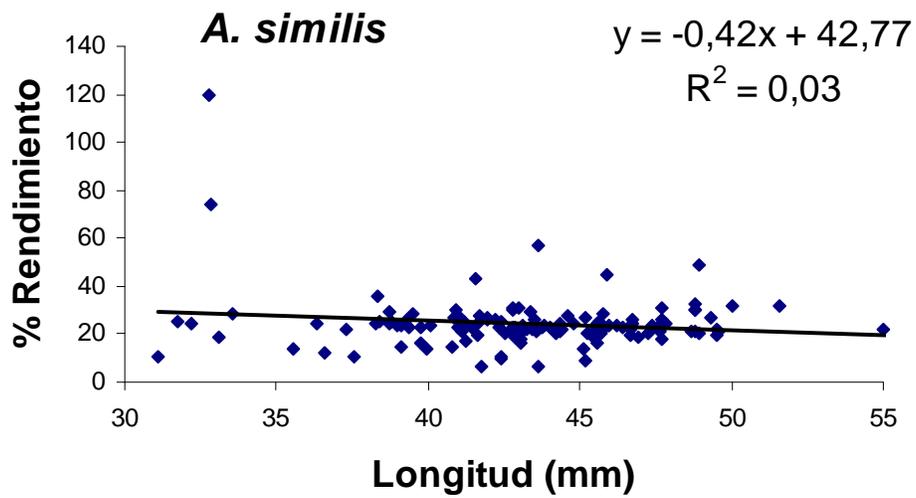
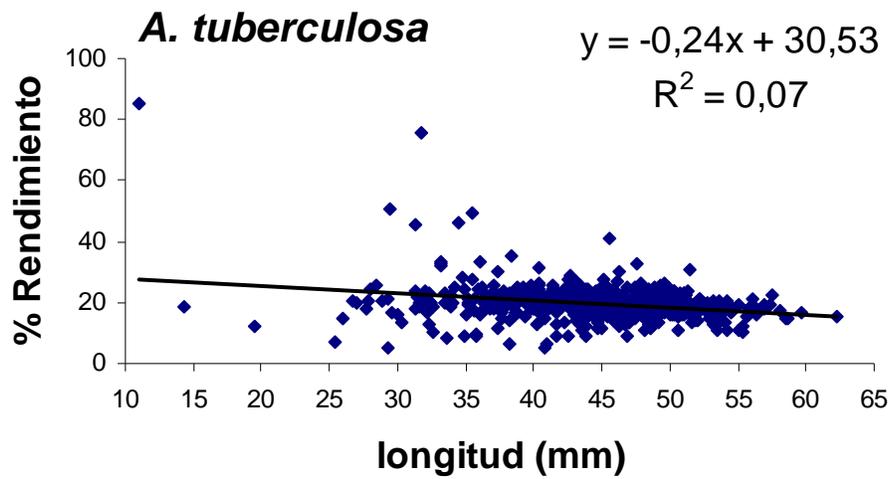


Fig. 4: Porcentaje de rendimiento según la longitud de *A. tuberculosa* y *A. similis* en tres manglares diferentes de Golfito.

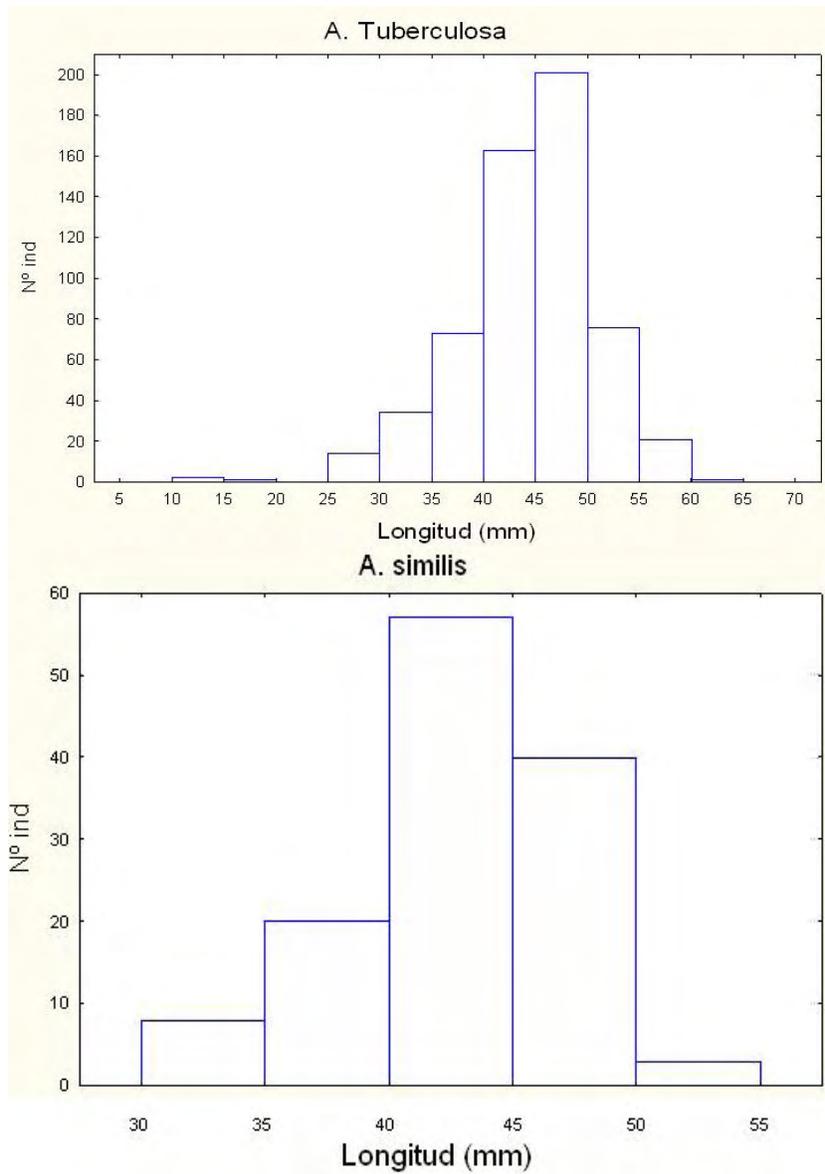


Fig. 5: Estructura poblacional para *A. tuberculosa* y *A. similis* en tres manglares diferentes de Golf

¿Existe un efecto de competencia inter e intraespecífica en la selección de sitios para construcción de telas? Un caso de estudio con telas de arañas en el mantillo

Jose Pablo Jiménez

Coordinador: William Eberhard

Todos los organismos, especialmente los terrestres, interactúan principalmente con sus vecinos más cercanos, sin embargo la composición de estos vecindarios puede diferir drásticamente debido a los mecanismos de dispersión y la mortalidad de los individuos. De esta manera hay una fuerte evidencia de que la estructura espacial, creada por estas fuerzas, influye directamente sobre la dinámica, composición y biodiversidad de las comunidades (Tilman 1994). Asimismo dentro de la teoría ecológica siempre se ha considerado a la competencia como otra de estas fuerzas determinantes en la estructura y dinámica de las comunidades (Roughgarden 1983, Schoener 1983).

La competencia tanto inter como intraespecífica ocurre siempre y cuando la disponibilidad de un recurso se vea limitada por la presencia de dos o más especies que dependan de ese recurso. Es así como se espera que especies más eficientes o agresivas a la hora de obtener el recurso prevalezcan sobre aquellas menos efectivas. De modo que una especie puede tener un efecto negativo directo sobre otra especie al consumir el mismo recurso primero o por otra parte el efecto puede ser más sutil al alterar el espacio en que se encuentra limitando las posibilidades de otras especies a acceder al recurso. Sin embargo la competencia en arañas ha sido por mucho tiempo un fenómeno elusivo en estudios ecológicos, esto porque a pesar de que las arañas son depredadores generalistas y se predice un traslape en recursos, ya sea en el espacio ocupado o el periodo de actividad, existe poca evidencia empírica de competencia (Marshall y Rypstra 1999).

Es por esta razón que se propone en este estudio determinar si existe una preferencia en la selección de sitios para colocar las telas y que esto sirva de manera indirecta como evidencia un efecto de competencia entre las especies. Para esto se trabajó con arañas de las familias y géneros Anapidae, Chrysomania, Linyphiidae, Mangora, Mysmena, Pholcidae, Pronous, Theridiosomatidae y Theridiidae; las cuales comparten un nicho espacial, ya que todas construyen telas (en su mayoría tipo plancha, con leves modificaciones) en el mantillo del bosque y a no más de 10 cm del suelo.

Materiales y Métodos

El estudio se llevo a cabo durante los días 11 y 12 de enero del 2008, en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. El área de trabajo se localizó a orillas de la quebrada Gamba, donde durante el primer día de muestreo se ubicaron aleatoriamente 19 cuadrículas de 1x2m a nivel del mantillo, dentro de las mismas se cuantificaron y referenciaron (mediante la elaboración de un mapa para cada parcela) todas las telas de arañas de los siguientes grupos taxonómicos: Anapidae, Chrysomania, Linyphiidae, Mangora, Mysmena, Pholcidae, Pronous, Theridiosomatidae y Theridiidae. La identificación de las taxa se realizó en el sitio. Posteriormente se removieron todas las telas de la cuadrícula excepto por las de Pholcidae y Linyphiidae. Durante el segundo día de muestreo se visitaron de nuevo las cuadrículas y del mismo modo se cuantificaron y referenciaron todas las telas encontradas.

Con el fin de determinar si existía alguna preferencia se comparó la cantidad de individuos por taxa encontrados en los dos días, así como la frecuencia con que se encontraba una especie en particular ocupando el mismo sitio que el día anterior. Para esto se definieron dos criterios de evaluación del mismo sitio, el primero con un radio de 5cm (R5) y el segundo con un radio de 10 cm (R10). Se realizaron pruebas de Chi cuadrado para comparar estas frecuencias, además de un análisis de correlación para determinar si existía alguna relación entre el número de individuos encontrados por parcela el primer día contra el segundo día.

Resultados

Se muestrearon un total de 802 telas, 349 el primer día y 453 el segundo; siendo las telas de la familia Linyphiidae la más abundante ambos días. Del mismo modo solo se observan diferencias significativas entre el número de telas observadas por día para la familia Linyphiidae ($X^2=45.34$, $gl=1$, $p<0.001$) y Theridiosomatidae ($X^2=4.76$, $gl=1$, $p=0.029$) (Fig. 1). Asimismo no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de ocupación de sitios entre las taxa removidas y las no removidas, esto tomando en cuenta los dos criterios de evaluación: R5 ($X^2=1.92$, $gl=1$, $p=0.166$) y R10 ($X^2=1.04$, $gl=1$, $p=0.308$) (Fig. 2). Finalmente si se encontró una correlación positiva (Coef. correlación=0.45, $p<0.05$) entre el número de telas observadas el primer y el segundo día por parcela (Fig. 3).

Discusión

La familia Linyphiidae es la segunda familia más grande de arañas en el mundo, con más de 4300 especies, lo cual podría explicar porque fue la más observada durante el estudio (Fig. 1).

Con respecto a las pruebas de remoción de telas se esperaban altos porcentajes de ocupación del mismo sitio, esto indicaría una fuerte preferencia por estos lugares así como una existencia limitada de los mismos, consecuente con lo observado en otros estudios (Harwood y Obrycki 2005, Spiller 1994, Wise 1993). Sin embargo este no fue el caso y los porcentajes fueron bajos en la mayoría de las taxa estudiadas, con la única excepción de Anapisona según el criterio R10, aunque debido al pequeño tamaño de las telas el criterio R10 provee un área muy grande como para poder considerar que telas dentro necesariamente deban ser la misma observada el día anterior. Aun más no se observaron diferencias significativas entre las especies removidas y las no removidas (Fig. 2) para ninguno de los criterios de evaluación (R5 y R10). Nuevamente esto evidenciaría que no existe preferencia ya que los espacios que quedaron libres por las especies removidas no fueron recolonizados e incluso las especies que no fueron removidas cambiaron su tela de ubicación. No obstante debe tomarse en cuenta que la noche del primer día llovió fuerte y este puede ser un factor importante que influencia el terreno cambiando las condiciones ambientales así como los criterios de selección de sitios por parte de las arañas, tanto las removidas como las no removidas.

Por otra parte las correlaciones positivas entre el número de individuos encontrados en los dos días por parcela indican que si existe una clara selección por las parcelas, de manera que las parcelas con mayor número de individuos un día siguieron siendo las más ocupadas el segundo día (Fig. 3). Esta preferencia a nivel de "macrohábitat" podría explicarse por la disponibilidad de algún otro recurso no evaluado durante este estudio (mayor disponibilidad de alimento o pareja, menor densidad de depredadores, entre otros), o bien podría ser causa de la distribución estocástica de las especies en el bosque.

Finalmente se concluye que no existe una limitación espacial para la construcción de telas en las especies de arañas estudiadas y de este modo se evidencia una compleja dinámica y movilidad por parte de estas arañas. Además los resultados sugieren que la competencia inter e intraespecífica no son factores influyentes en la elección de sitios para la construcción de las telas, ya que tanto la disponibilidad de recursos como la densidad de los competidores puede variar por razones que no estén directamente relacionadas con la competencia entre las especies. Por lo demás ninguna especie utiliza los recursos de igual manera que otra, así que aún pequeñas diferencias en las estrategias de aprovechamiento de recursos reducirían el efecto de interacciones competitivas (Marshall y Rypstra 1999).

Bibliografía

- Harwood, J.D. y J.J. Obrycki. 2005. Web-construction behavior of linyphiid spiders (Araneae: Linyphiidae): competition and co-existence within a generalist predator. *Journal of Insect Behavior* 18(5): 593-607.
- Marshall, S.D. y A.L. Rypstra. 1999. Spider competition in structurally simple ecosystems. *Journal of Arachnology* 27: 343-350.
- Roughgarden, J. 1983. Competition and theory in community ecology. *American Naturalist* 122(5): 583-601.
- Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122(5): 240-285.
- Spiller, D.A. 1984. Competition between two spider species: experimental field study. *Ecology* 65(3): 909-919.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 4(1): 2-16.
- Wise, D.H. 1993. *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge University Press. Reino Unido, Cambridge. 342p.

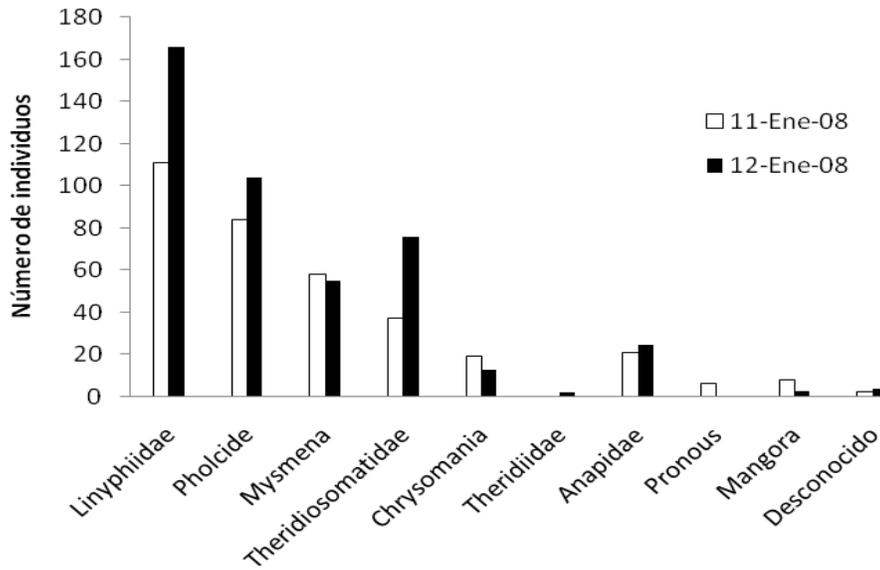


Fig. 1: Número total de individuos según día, por taxa de arañas, en mantillo.

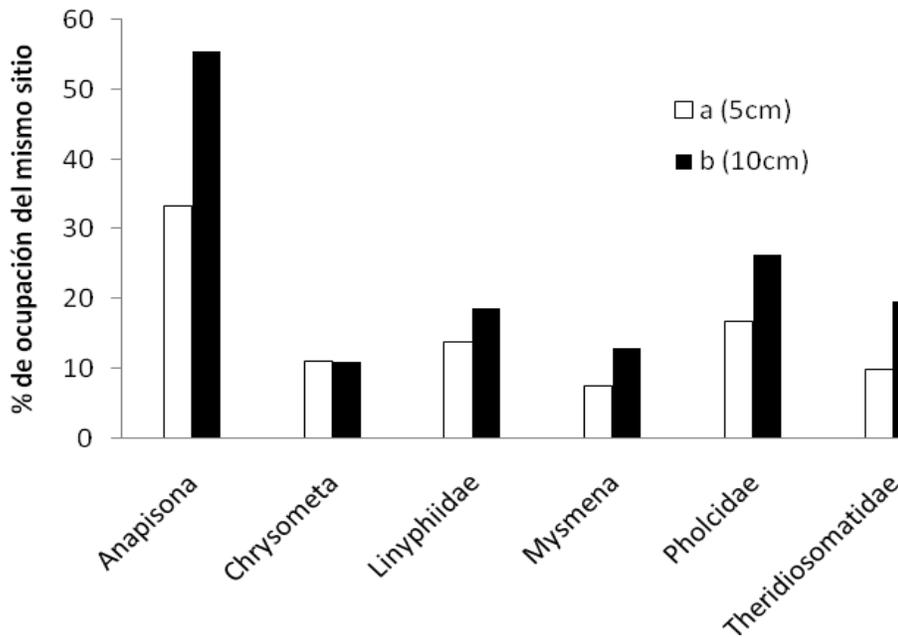


Fig. 2: Porcentaje de ocupación del mismo sitio. Las taxa Linyphiidae y Pholcidae no fueron removidas, mientras todas las demás se removieron el primer día. Los criterios de evaluación del mismo sitio fueron a) se encuentra al individuo dentro de un radio de 5 cm con respecto a su posición el día anterior y b) se encuentra al individuo dentro de un radio de 10 cm con respecto a su posición el día anterior.

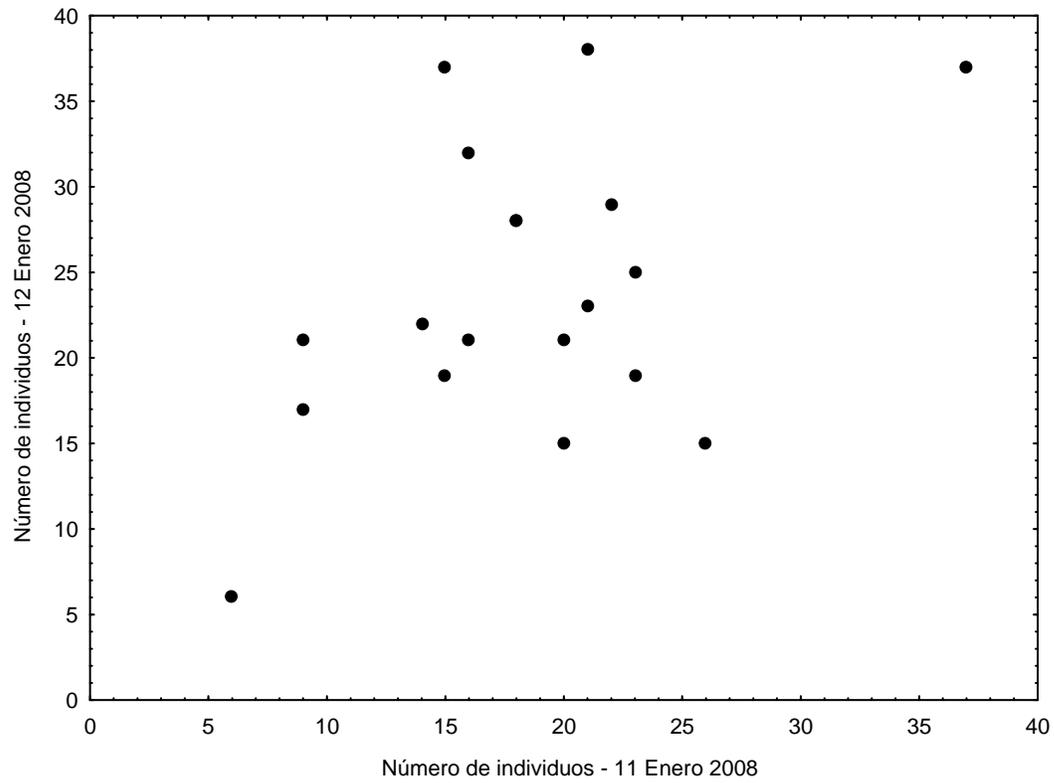


Fig. 3: Correlación del total de individuos por parcela entre los dos días de muestreo.

¿Dónde construyen las arañas sus telas cerca o lejos del tronco?

Sebastián de la Ossa-Fonseca

Coordinador: William Eberhard

La estructura física del hábitat; el tamaño, la forma y la distribución espacial de los elementos abióticos que componen cada sitio determinan la selección del hábitat (Ehman 1994). De manera que provean abrigo, alimento y pareja para el organismo. La presencia de otras especies que compitan por los mismos recursos (o individuos de la misma especie) afecta la selección del hábitat por lo tanto depende de las necesidades de cada especie. (Ward y Lubin 1993). Varias especies de organismos se podrían repartir los recursos ocupando lugares y en momentos diferentes. El uso diferencial de los recursos se ha intentado explicar en el contexto de la competencia. En el caso de las arañas, el sitio donde se ponga la tela afecta la captura de presas y la exposición a factores físicos anteriormente mencionados. Las condiciones físicas pueden tener efectos sobre el crecimiento, fecundidad y supervivencia (Horton y Wise 1983).

Se cuenta con muy poca información con respecto a selección del sitio para construir las telas en relación a los troncos caídos en el bosque tropical. Hay muy pocos estudios cuantitativos sobre este tema (Eberhard, com. pers.). Las arañas permiten estudiar cuál es la importancia de los diferentes factores que afectan la selección de hábitat. Las arañas son relativamente sedentarias, lo cual permite darles seguimiento fácilmente. Las arañas forman comunidades y esto ayuda a estudiar las interacciones entre las diferentes especies (Ward y Lubin 1993). Para este trabajo se quiso saber si los troncos del bosque pueden ser sitios que las arañas utilicen para construir las telas. La hipótesis que se plantea: Las arañas se distribuyen aleatoriamente con respecto al tronco. Si esto es cierto uno puede predecir que cada sitio tiene la misma probabilidad de servir como lugar donde la araña construye la telaraña.

Materiales y Métodos

Este trabajo se realizó a orillas de la quebrada La Gamba, el día 11 de enero de 2008, cerca de la parcela forestal permanente de la UCR. Se seleccionaron troncos caídos de más de 1 m de largo por más de 30cm de diámetro a ambos lados de la quebrada La Gamba. En cada tronco, y solo de un lado, se hizo una cuadrícula de 100 cm de ancho junto al tronco, y de 200 cm de largo, dividida en tres secciones: A, B y C. La Sección A (de 0.5 m²) comprende a las arañas en contacto con el tronco (A1) y las arañas que están de 1 cm a 50 cm del tronco (A2). La Sección B (0.5 m²) son las arañas que están de 51 cm a 100 cm del tronco. La Sección C (1 m²) son las arañas que están entre 101 y 200 cm del tronco (Fig. 1).

Para localizar las telas se espolvoreó fécula de maíz dentro de las cuadrículas. Se contó las telas en contacto con el tronco, por lo menos un hilo sostenido en él, y el número de telas de cada una de las otras secciones. Se trabajó con la máxima cantidad de troncos que se pudiera. Se contaron e identificaron las telas por familia o género. Se trabajó con los siguientes géneros: Anapisona, Chrysometa, Mysmena, Pronous y con las siguientes familias Lyniphiidae, Pholcidae, Theridiosomatidae. Se hizo un mapa de la locación de las telas dentro de las cuadrículas para el grupo del día siguiente.

Se probó si la distribución de las arañas en las secciones es independiente de la familia o del género. Se probó si los datos son homogéneos con una prueba de χ^2 de heterogeneidad (Zar 1984). Finalmente se probó si la proporción de arañas distribuidas

entre las secciones A, B y C se ajusta a la proporción 1:1:2 esperada de una distribución de al azar las arañas.

Resultados

En total se encontraron 387 telarañas. La cantidad de arañas de cada familia o género en cada una de las secciones se muestra en el cuadro 1. Para el resto de los análisis no se tomó en cuenta a las arañas, *Maymena*, *Mangora*, *Pronous* ni *Tetragnatidae* por tener muy pocos individuos. La distribución de las arañas en las secciones no es independiente de la familia o del género. ($\chi^2=38.67$; g.l.=10; $p<0,001$). Las proporciones de los grupos de arañas analizados tienen las proporciones muy parecidas (son homogéneas). ($\chi^2= 12.97$, g.l.=9.00, $p=0.164$) y no se ajustan a la distribución 1:1:2 ($\chi^2 = 61.05$, g.l. =1, $p<0.001$) (cuadro 2). Según el índice de dispersión (cuadro 3), se puede observar todos los grupos de las arañas están agrupadas. *Anapisona*, *Chrysometa*, *Linyphiidae* y *Theridiosomatidae* en la sección A, mientras que *Mysmena* y *Pholcidae* están agrupadas en la sección C.

Discusión

Las arañas *Anapisona*, *Chrysometa*, *Linyphiidae* y *Theridiosomatidae* prefieren estar cerca de los troncos mientras que *Mysmena* y *Pholcidae* prefieren lugares lejos del tronco. Parece que la distribución de las arañas en las secciones es dependiente de la familia o del género. Lo que se puede decir es que la distribución entre las familias es diferente ya que cada familia tiene sus propias necesidades de hábitat y alimentación. arañas Hay dos opciones: la primera, las arañas podrían usar señales en el terreno para determinar si el sitio es el indicado para capturar más presas o que de mayor resguardo (Riechert 1976; Ward y Lubin 1993). Las señales podrían ser la entrada a los espacios donde ellas habitan. Las arañas estudiadas viven, bajo o entre la hojarasca, en los troncos o entre la vegetación del suelo (observación personal; Coddington 2005, Drany y Buckle 2005, Huber 2005, Ubick et al. 2005). En estos lugares pueden interceptar a los insectos que pasan por allí. La otra opción es que construyan las telarañas a prueba y error, si un sitio no sirve la araña se muda a otro sitio. Se ha reportado que las arañas cambian de lugar varias veces al día (Riechert, 1976). Es posible que la distribución de las arañas se vea determinada por interacciones competitivas entre ellas (Enders 1974, Hallett et al. 1983). Sin embargo otros estudios reportan que los factores abióticos son más importantes que la competencia. Otros factores podrían explicar mejor los patrones de utilización de los recursos. La variación de los factores físicos y la estructura de la vegetación podrían tener mayor influencia sobre los parámetros del nicho que la competencia inter o intra específica. (Horton y Wise 1983). La altura, densidad del sustrato (poca o mucha hojarasca), y la orientación son importantes para seleccionar el hábitat (Ehman 1994). Para Ward y Lubin 1993, la competencia parece ser un factor sin importancia para el estudio de ellos, en un lugar donde la densidad de arañas es muy poca (212 arañas en un área de 550x50: aproximadamente 0.0077 arañas por m²) en el caso presente hay 10, 18 arañas por m² (387 arañas en 38 m²). Hay que estudiar los hábitos alimenticios de estas arañas para poder determinar si la competencia, la estructura física o una interacción de ambos determina el sitio donde vive la araña. Este tema está inexplorado y es urgente que se sigan haciendo trabajos de este tipo para poder determinar las interacciones de las diferentes arañas y el reparto del espacio y los recursos entre ellas.

Agradecimientos

Al grupo con que se hizo este trabajo: Amandine, Juan Carlos, Priscilla, Wendy, Edwin y Carolina. También quiero agradecer a José Pablo que también me ayudó. A los profesores William Eberhard y Federico Bolaños por sus consejos y ayuda.

Bibliografía

- Enders, F. 1974. Vertical Stratification in Orb-Web Spiders (Araneidae, Araneae) and a Consideration of Other Methods of Coexistence Ecology, 55(2):317-328
- Coddington J.A. 2005. Anapidae. En: D. Ubick, P. Paquin, P.E. Cushing y V. Roth (eds). Spiders of North America: an identification manual. American Arachnological Society p64.
- Coddington J.A. 2005. Theridiosomatidae. En: D. Ubick, P. Paquin, P.E. Cushing y V. Roth (eds). Spiders of North America: an identification manual. American Arachnological Society p64.
- Drany L.M., D.J Buckle 2005. Lynyphiidae. D. Ubick, P. Paquin, P.E. Cushing y V. Roth (eds). Spiders of North America: an identification manual. American Arachnological Society p124.
- Ehman W.J. 1994. Spider habitat selection: an experimental field test of the role of substrate diameter. Journal of Arachnology. 22:77-81.
- Hallett, J. G., M. A. O'Connell, R.L. Honeycutt. 1983. Competition and Hábitat Selection: Test of a Theory Using Small Mammals. Oikos, 40(2): 175-181
- Horton C.H., D.H. Wise. 1983. The experimental analysis of competition between two syntopic species of orb-web spiders (Araneae: Araneidae) Ecology 64 (4):929-944.
- Huber B.A. 2005. Pholcidae. En. D. Ubick, P. Paquin, P.E. Cushing y V. Roth (eds). Spiders of North America: an identification manual. American Arachnological Society. p194.
- Riechert, S. E. 1976. Web-Site Selection in the Desert Spider *Agelenopsis aperta*. Oikos 27 (2): 311-315
- Ward, D. y Y. Lubin 1993. Habitat Selection and the Life History of a Desert Spider, *Stegodyphus lineatus* (Eresidae). Journal of Animal Ecology 62(2): 353-363
- Zar J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Segunda Edición. Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 718pp.

Cuadro 1: Cantidad de arañas de las diferentes familias o géneros en cada sección.

Género	Sección A ¹			Sección B	Sección C	Total
	A ₁	A ₂	total A			
<i>Anapisona</i>	4	6	10 (45)	3 (14)	9 (41)	22
<i>Chrysometa</i>	2	6	8 (40)	7 (35)	5 (25)	20
Linyphiidae	15	41	56 (44)	22 (17)	48 (38)	126
<i>Mysmena</i>	7	13	20 (31)	17 (26)	28 (43)	65
Pholcidae	18	15	33 (38)	11 (13)	42 (49)	86
Theridiosomatidae	6	19	25 (60)	7 (17)	10 (24)	42
Subtotal	52	100	152	67	142	361
<i>Maimena</i> ²	0	1	1	0	0	1
<i>Mangora</i> ²	0	2	2	1	5	8
<i>Pronous</i> ²	2	2	4	2	3	9
Tetragnatidae ²	2	0	2	0	0	2
Desconocido ²	0	1	1	2	3	6
Subtotal	4	6	10	5	11	26
Total general	56	106	162	72	153	387

Notas:

¹ La Sección A comprende a las arañas en contacto con el tronco (A₁) y las arañas que están de 1 cm a 50 cm del tronco. La Sección B son las arañas que están de 51 cm a 100 cm del tronco. La Sección C son las arañas que están entre 101 y 200 cm del tronco. Los números entre paréntesis indican los porcentajes.

² No se tomaron en cuenta para los análisis estadísticos por tener menos de 10.

Cuadro 2. Análisis χ^2 de heterogeneidad para cada grupo de araña. Para cada grupo se dan la cantidad observada en cada sección y entre paréntesis los valores esperados.

Araña	Sección			Total de Arañas	χ^2	g.l
	A	B	C			
<i>Anapisona</i>	10 (5.5)	3 (5.5)	9 (11)22.....	5.18	2
<i>Chrysometa</i>	8 (5)	7 (5)	5 (10)20.....	5.1	2
Linyphiidae	56 (31.5)	22 (31.5)	48 (63)126.....	25.5	2
Pholcidae	33 (21.5)	11 (21.5)	42 (43)86.....	11.3	2
Theridiosomatidae	25 (10.5)	7 (10.5)	10 (21)42.....	27	2
				χ^2 Total	74	10
χ^2 de los totales por sección	132 (74)	50 (74)	114 (148)296.....	61.1	1
				χ^2 Heterogeneidad	13	9
						P
						<0.001
						0.164

Cuadro 3. Promedio, varianza y coeficiente de dispersión para cada género o familia de araña por sección.

Araña	promedio	varianza	CD	secciones	χ^2	P
<i>Anapisona</i>	0.29	0.58	2.01	76	150.727	<0.001
<i>Chrysometa</i>	0.26	0.38	1.46	76	109.200	0.005
Linyphiidae	1.66	3.69	2.23	76	167.143	0.000
Pholcidae	1.13	1.77	1.56	76	117.256	0.001
Theridiosomatidae	0.55	0.86	1.56	76	117.238	0.001
Total general	4.01	10.01	2.50	76	187.131	<0.001

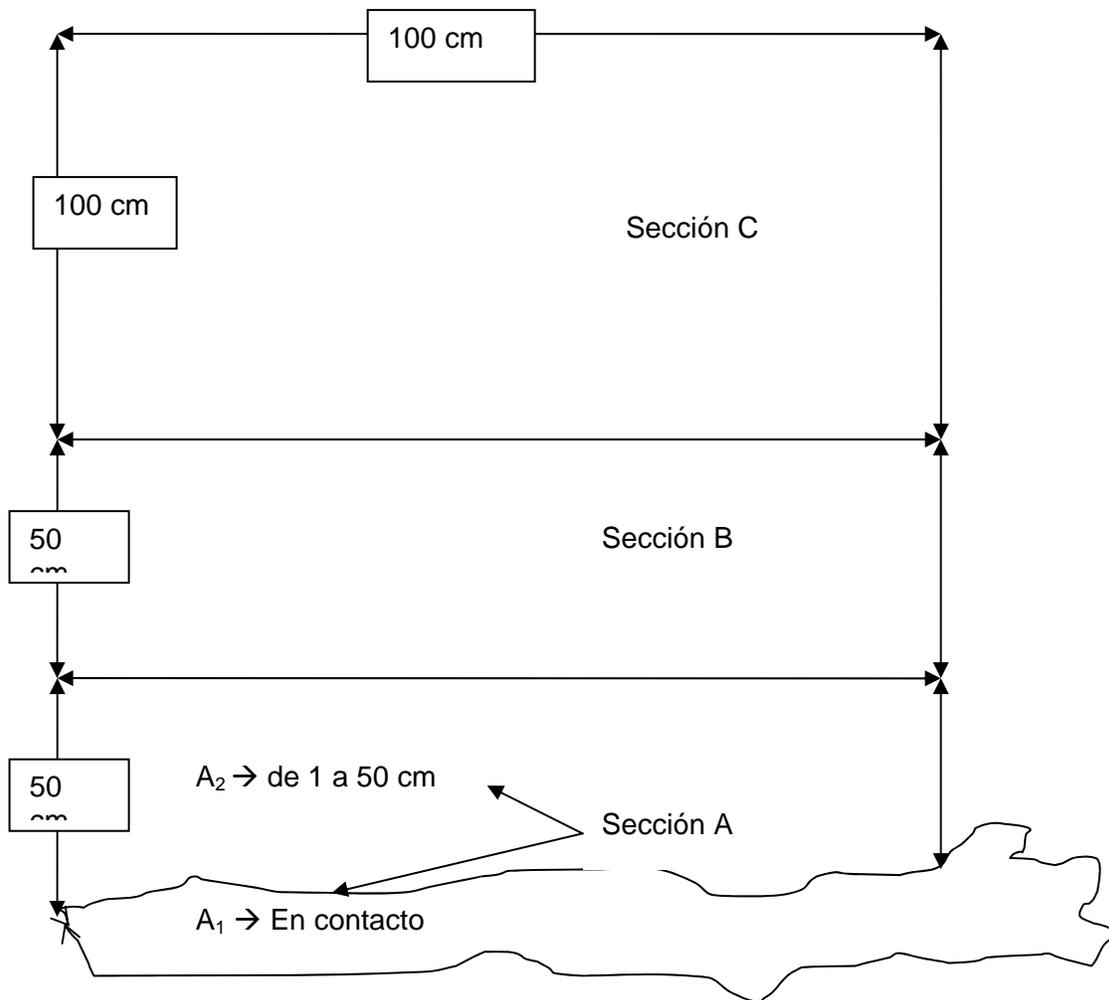


Fig. 1: Parcela de 100 cm de ancho, y de 200 cm de largo, dividida en tres secciones: A, B y C. La Sección A (de 0.5 m²) comprende a las arañas en contacto con el tronco (A₁) y las arañas que están de 1 cm a 50 cm del tronco (A₂). La Sección B (0.5 m²) son las arañas que están de 51 cm a 100 cm del tronco. La Sección C (1 m²) son las arañas que están entre 101 y 200 cm del tronco.

Estudio de la calidad del agua en tres quebradas en Golfito y el efecto del sustrato y la técnica de colecta de macroinvertebrados acuáticos

Edwin Gómez-Méndez

Coordinador: Gerardo Umaña

La degradación de los recursos acuáticos ha sido motivo de preocupación del hombre en las últimas décadas. Por esta razón, existe un creciente interés por conocer y proteger los ecosistemas fluviales y estudiar sus cambios en el tiempo. Para esto se desarrollan criterios físicos, químicos y biológicos que permitan estimar el efecto y magnitud de las intervenciones humanas (Norris & Hawkins 2000).

Los insectos y otros macroinvertebrados juegan un papel ecológico muy importante en los sistemas acuáticos, ya que son parte fundamental de las redes alimenticias y del ciclo de nutrientes (Bolaños & Lobo 2005). Para el ser humano también pueden ser de gran importancia, ya que algunas especies tienen la capacidad de transmitir enfermedades, como los mosquitos, los bocones y las purrujas. Por otro lado, el estudio de estos organismos puede ser de gran beneficio, pues se utilizan como indicadores biológicos que permiten evaluar y monitorear la calidad del agua y la contaminación de un ecosistema acuático, en especial ríos y quebradas (Bolaños & Lobo 2005)

El uso de organismos en la evaluación de la calidad de agua ha sido ampliamente utilizado (Cairns & Pratt 1993). Sin embargo, de todos los grupos que han sido considerados en los monitoreos biológicos de las aguas continentales, los macroinvertebrados bentónicos han sido los más recomendados (Rosenberg & Resh 1993). Esto se debe a que ofrecen numerosas ventajas como: (1) se encuentran en todos los sistemas acuáticos, lo que permite estudios comparativos, (2) su naturaleza sedentaria permite un efectivo análisis espacial de los efectos de las perturbaciones (Abel 1989), (3) presentan ventajas técnicas asociadas a los muestreos cuantitativos y análisis de muestras, los que pueden ser realizados con equipos simples y baratos (Hellawell 1986); (4) la taxonomía de muchos grupos está bien estudiada (Abel 1989) y (5) existen numerosos métodos para el análisis de datos, incluyendo índices bióticos y de diversidad, los cuales han sido utilizados ampliamente en biomonitoreos a nivel comunitario (Hellawell 1986) y de respuestas individuales (Rosenberg *et al.* 1986).

Los índices más utilizados para la evaluación de la calidad del agua con macroinvertebrados bentónicos son el Sistema Saprobio (Kolkwitz & Marsson 1909), el BMWP (Biological Monitoring Working Party), desarrollado para Gran Bretaña y el BMWP' adaptado a la península Ibérica y el IBF (Índice Biótico de Familias) utilizado en EEUU. El BMWP'-CR (modificado para Costa Rica) (Toro *et al.* 2003) es un índice que se calcula sumando las puntuaciones asignadas a las distintas familias de macroinvertebrados encontradas, según su grado de sensibilidad a la contaminación. El puntaje se asigna una sola vez por familia, independientemente de la cantidad de individuos o géneros encontrados. La suma de los puntajes de todas las familias encontradas en el sitio brinda el valor final del índice (Toro *et al.* 2003).

Las ventajas de la mayoría de estos índices, es que para su utilización sólo se necesita conocer a nivel de familia cada uno de los grupos presentes en el sistema acuático, lo que soluciona el gran problema de nuestro país respecto a la falta de especialistas, taxónomos de los estados inmaduros de insectos acuáticos. El presente

estudio tiene como objetivo caracterizar la calidad del agua de tres quebradas con diferente intervención del hombre, las quebradas Cañaza, Gamba y Lechería, y ver el efecto que tiene el sustrato y la técnica en la captura de macroinvertebrados acuáticos.

Materiales y métodos

Los macroinvertebrados bentónicos, fueron muestreados para su análisis cuantitativo, entre el 22 y 24 de enero de 2008, en tres sitios distribuidos en tres quebradas La Cañaza, La Gamba y La Lechería ubicadas en Golfito, Puntarenas. La ubicación de los sitios fue definida según el tipo de sustrato, arena, piedra mediana y piedra grande.

Los muestreos se realizaron mediante tres técnicas diferentes colador, trampa D y red Surber. Se consideraron 2 replicas de 10 minutos de duración por sitio. Las muestras fueron almacenadas en viales con alcohol y etiquetadas para su posterior identificación.

Después de cada día de recolecta se contaron e identificaron los individuos hasta donde fuera posible género o familia. Para saber cual de las quebradas tiene mejor calidad de agua se utilizó la guía de Bioindicadores de la calidad del agua para obtener el valor del índice BMWP'-CR de cada familia o género, para así saber cual de las tres quebradas tiene mejor calidad de agua. Se calculó un índice de Shannon para determinar que quebrada y sitio son los más diversos, además se realizaron pruebas de ANDEVA para ver si existen diferencias en las quebradas y los sitios en base al número de familias capturadas, el número total de individuos y al índice de Shannon. Para comparar cuales sitios son más similares entre sí se calculó un índice de similitud de Morisita y un análisis de correspondencia sin tendencia.

Resultados

En total se recolectaron 790 individuos en los 3 días de muestreo, donde las familias más abundantes fueron Leptophlebiidae (356), Leptohyphidae (86), Hydropsychidae (83) y Baetidae (66) (Cuadro 1). La quebrada con mayor cantidad de individuos recolectados fue La Cañaza con 316 individuos (Fig. 1), y la que tuvo mayor número de familias fue La Gamba con 26 (Fig. 2). Con respecto al sustrato de muestreo el que presento piedras grandes (sitio 3) fue el que tuvo mayor cantidad de individuos y mayor número de familias recolectadas (Fig. 3 y 4). En cuanto a la técnica de muestreo, el colador resulto ser el más efectivo ya que con él se capturo el mayor número de individuos (352), luego la red D (310) y la menos efectiva la red Surber (137) (Fig. 5). En general la quebrada La Gamba fue la que tuvo mayor diversidad así como el sitio 2 (Fig 6), se encontraron diferencias significativas entre las quebradas con respecto a la diversidad ($F=3,10e+31$; $gl=51$; $p<0,001$) y entre los sitios con respecto a la diversidad ($F=3,75e+30$; $gl=51$; $p<0,001$).

La quebrada La Gamba fue la que presento un valor del índice BMWP-CR mayor (Fig. 7), por lo que es según este índice la quebrada con mejor calidad de agua, con un valor de 84,33, mientras que La Cañaza y La Lechería tuvieron valores de 69 y 61 respectivamente, las tres tienen aguas de calidad regular con contaminación moderada (cuadro 2). Se encontraron diferencias entre sitios con respecto a la cantidad de individuos recolectados ($F=18,63$; $gl=1$; $p<0,001$) y con respecto a la cantidad de familias recolectadas ($F=8,30$; $gl=1$; $p<0,001$), pero no se encontraron diferencias entre las quebradas con respecto al número de individuos y el número de familias.

Según el índice de similitud de Morisita se encontró semejanza entre La Cañaza y La Lechería en los sustratos de arena y piedra grande, también se encontró cierta

semejanza entre los sitios de piedra de tamaño medio y piedra grande en La Gamba. El sustrato de arena de la quebrada La Gamba fue el resultado con mayor diferencia (Fig. 8).

Para el análisis de correspondencia sin tendencia se ve semejanza entre los sitios con piedra mediana de las quebradas La Lechería y La Cañaza y piedra grande en La Lechería, y semejanza entre los sitios con piedra mediana y grande de La Gamba, mientras que se observa que los sitios con sustrato de arena de las tres quebradas de muestreo (Fig. 9). Las familias más influyentes en estas semejanzas fueron Leptohyphidae, Psephenidae, Perlidae, Baetidae, Philopotamidae, Tipulidae, Dryopidae y Naucoridae (Cuadro 3).

Discusión

Se ha registrado un total de 110 especies de invertebrados del bentos en los ríos del Golfo Dulce; de estos la mayoría son insectos acuáticos. Los más frecuentes y abundantes pertenecen a las familias Baetidae, Leptophlebiidae y Leptohyphidae del orden Ephemeroptera, Naucoridae y Veliidae del orden Hemiptera, Pyralidae del orden Lepidoptera e Hydropsychidae del orden Trichoptera, esto se vio claramente en las recolectas realizadas (Bolaños & Lobo 2005).

Las quebradas con mayor diversidad son las que tienen menor intervención humana por esta razón no es raro que la quebrada con mayor diversidad haya sido La Gamba ya que esta es la que se encuentra más alejada de los pueblos. La Gamba al ser un río de montaña tiene aguas muy transparentes, oligotróficas y bien oxigenadas por lo que se espera encontrar poblaciones dominantes de plecópteros, tricópteros y efemerópteros (Roldán 1999). Según Murgel (1984) estas son especies sensibles o moderadamente sensibles, pero también se espera encontrar en bajas proporciones, odonatos, hemípteros, dípteros, neurópteros, ácaros, crustáceos, y otros grupos menores. Por el contrario, en ríos y quebradas que están siendo contaminadas con materia orgánica, de aguas turbias, con poco oxígeno y eutróficas, se espera siempre encontrar poblaciones dominantes de oligoquetos, quironómidos y ciertos moluscos; que son capaces de tolerar tensiones muy bajas de oxígeno, pero ocasionalmente, pueden presentarse algunos individuos que se consideran indicadores de aguas limpias (Roldán 1999).

Bibliografía

- Abel, P. D. 1989. Water pollution biology. Ellis Horwood, Chichester, England.
- Cairns, J. & R. Pratt. 1993. A history of biological monitoring using benthic macroinvertebrates. 10-27pp. In D. M. Rosenberg & V. H. Resh (Eds) Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates. Chapman & Hall New York.
- Hellawell, J. M. 1986. Biological indicators of freshwater pollution and environmental management, Elsevier, England.
- Lobo, J. & F. Bolaños. 2005. Diversidad, ecología e importancia de los insectos acuáticos. Historia Natural de Golfito. INBio. 261pp.
- Murgel, S. 1984. Limnología sanitaria, estudio de la polución de aguas continentales. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C. 120 pp.
- Norris, R. & C. Hawkins. 2000. Monitoring river health. Hydrobiología 435: 5-17.
- Roldán, G. 1999. Los macroinvertebrados y su valor como indicadores de la calidad del agua. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 23 (88): 375-387.

- Rosenberg, D. M. & V. H. Resh. 1993. Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Chapman & Hall, N.Y. 488 pp.
- Rosenberg, D. M., H. V. Danks & D. M. Lehmkuhl. 1986. Importance of insects in environmental impact assessment. *Environmental Management*. 10: 773-783.
- Toro, J, J. Shuster, J. Kurosawa, E. Araya & M. Contreras. 2003. Diagnostico de la calidad del agua en sistemas loticos utilizando diatomeas y macroinvertebrados bentónicos como bioindicadores río Maipú (Santiago: Chile). XVI Congreso Chileno de Ingeniería Hidráulica. Santiago, Chile. 11 pp.

Cuadro 1. Total de individuos por familia recolectados en las tres quebradas muestreadas, Golfito 2008

Orden	Familia	Cañaza	Gamba	Lechería
Acari	Acaro			1
Annelida	Oligochaeta			1
Coleoptera	Baetidae			12
	Dryopidae		2	
	Elmidae	2	7	8
	Lutrochidae	1		
	Psephenidae	2	4	10
	Ptilodactylidae	4	1	1
	Staphylinidae		1	
	Decapoda	Atyidae	8	
	Cangrejo			1
	Palaemonidae	7		2
Diptera	Chironomidae	1	2	3
	Simuliidae	7	6	6
	Tipulidae		3	2
Ephemeroptera	Baetidae	40	11	15
	Leptohyphidae	32	47	7
	Leptophlebiidae	163	39	154
Gastropoda	Gastropoda			3
Hemiptera	Naucoridae		3	1
	Vellidae	1	2	
Megaloptera	Corydalidae	1	2	
Odonata	Coenagrionidae		2	1
	Libellulidae		2	
	Megapodagrionidae	1	1	
	Platystictidae	12	8	3
	Polythoridae	1	1	
	Plecoptera	Dryopidae		5
	Perlidae	3	9	2
Trichoptera	Glossosomatidae	0		
	Hidrobiosidae			1
	Hydropsychidae	24	46	13
	Hydroptilidae	3	1	
	Leptoceridae			1
	Philopotamidae	3	5	1
	Polycentropodidae		1	
Xiphoncentronidae		1		

Cuadro 2. Índice BMWP.CR para medir la calidad del agua.

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

Cuadro 3. Influencia de cada familia para el Análisis de correspondencia sin tendencia

Familia	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Leptophlebiidae	0,126	0,716	0,619
Leptohyphidae	2,313	0,863	0,224
Hydropsychidae	1,854	-0,908	1,278
Baetidae	1,061	-0,806	-0,082
Platystictidae	1,897	1,059	0,452
Atyidae	-0,366	-0,717	-0,479
Simuliidae	1,704	-0,401	-0,124
Elmidae	0,626	1,325	-1,052
Psephenidae	1,58	-0,492	2,713
Perlidae	2,273	-0,089	-0,563
Baetidae	0,226	0,988	2,894
Philopotamidae	2,455	-0,563	-0,28
Palaemonidae	-1,639	0,222	-0,018
Chironomidae	1,471	0,71	1,288
Ptilodactylidae	1,74	-1,631	-1,34
Tipulidae	2,206	1,859	1,043
Dryopidae	4,003	0,96	-0,78
Naucoridae	0,425	3,012	-1,73
Hydroptilidae	1,678	0,776	-3,526
Vellidae	0,569	-1,449	1,627
Coenagrionidae	2,042	2,396	-0,321

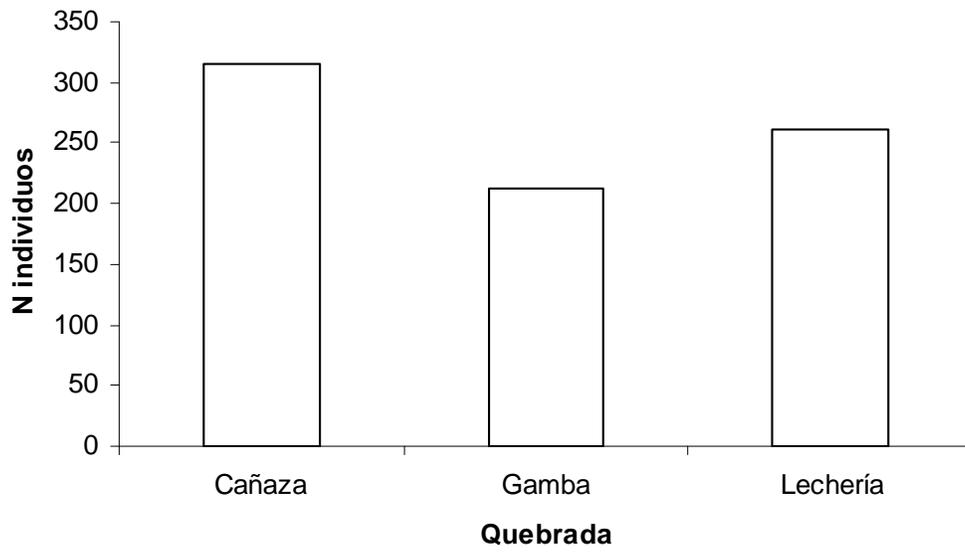


Fig.1: Número total de individuos recolectados en cada quebrada muestreada

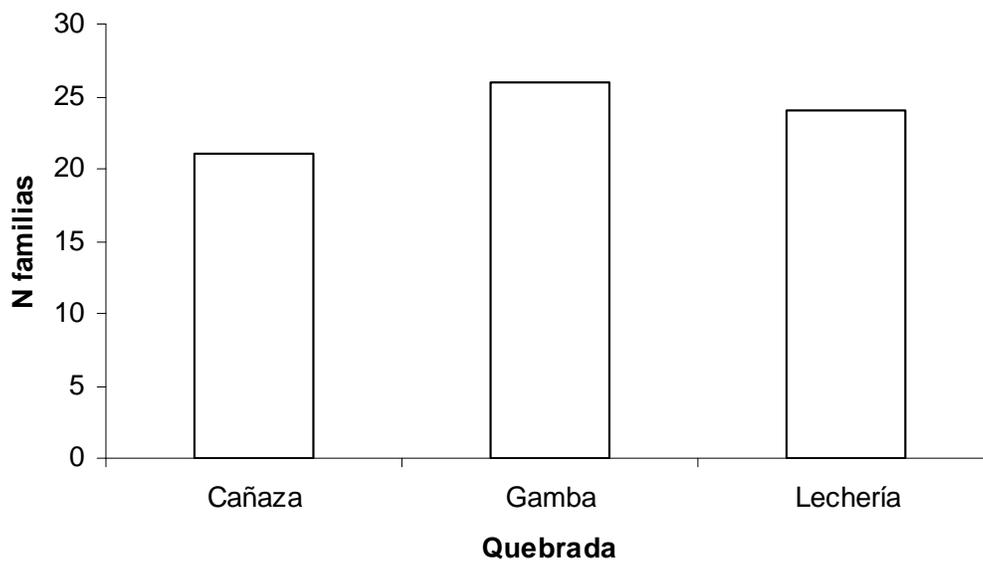


Fig. 2: Número de familias recolectadas en cada quebrada muestreadas.

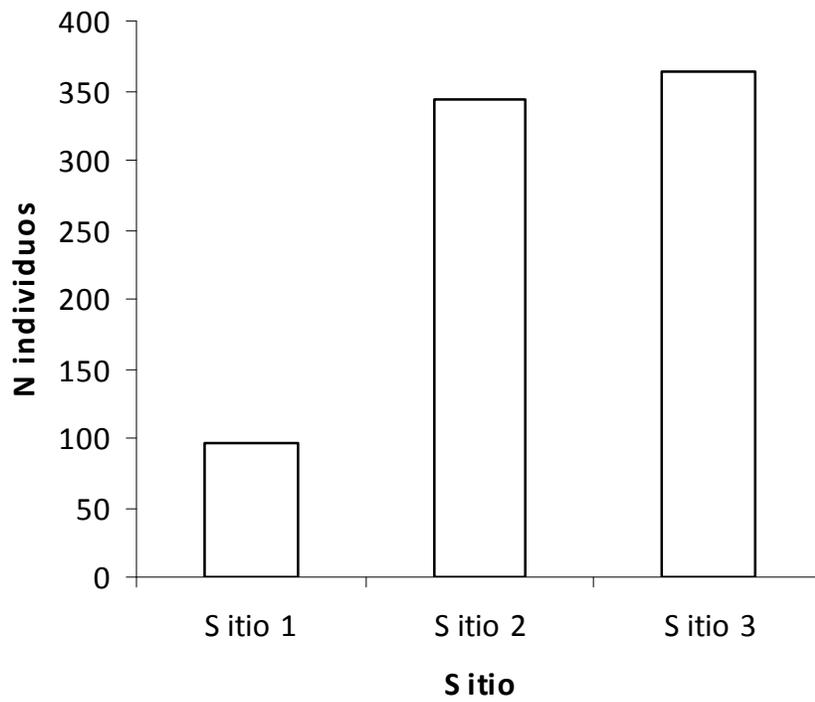


Fig. 3: Número de individuos recolectados en los tres diferentes sitios de muestreo.

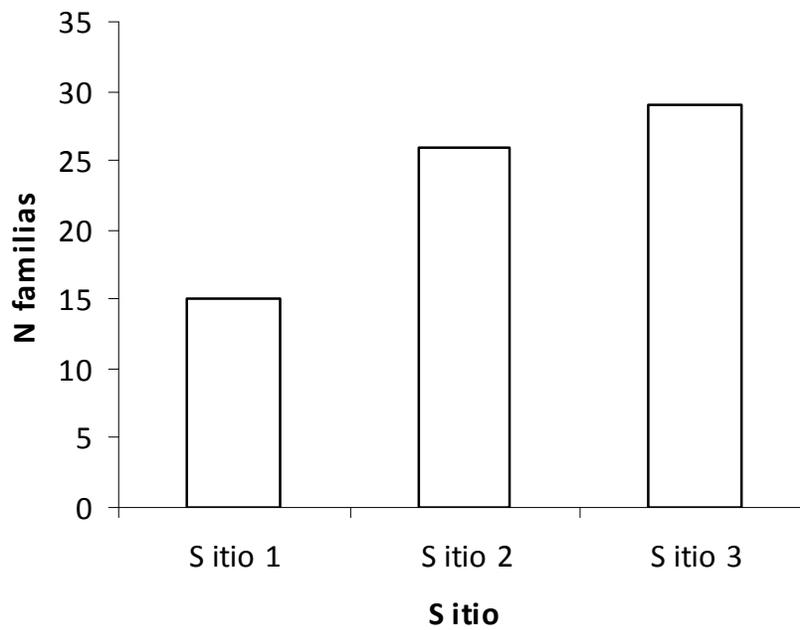


Fig. 4: Número de familias recolectadas en los tres diferentes sitios de muestreo

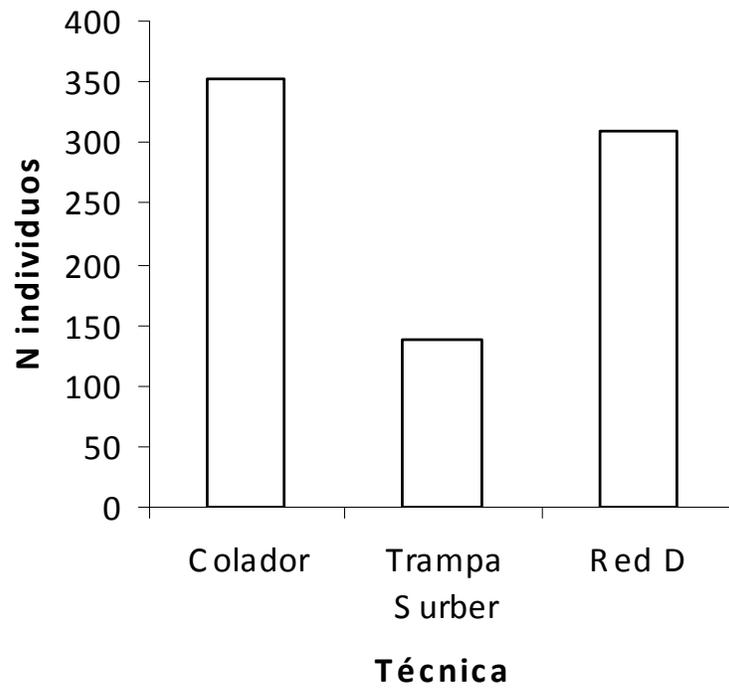


Fig. 5: Número de individuos capturados según la técnica utilizada.

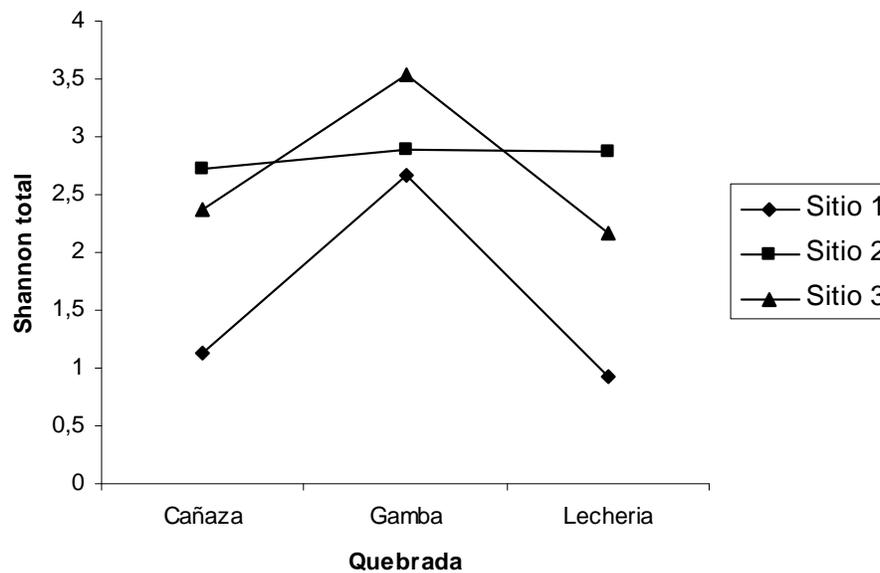


Fig. 6: Índice de diversidad de Shannon para las tres quebradas muestreadas y los tres sitios muestreados.

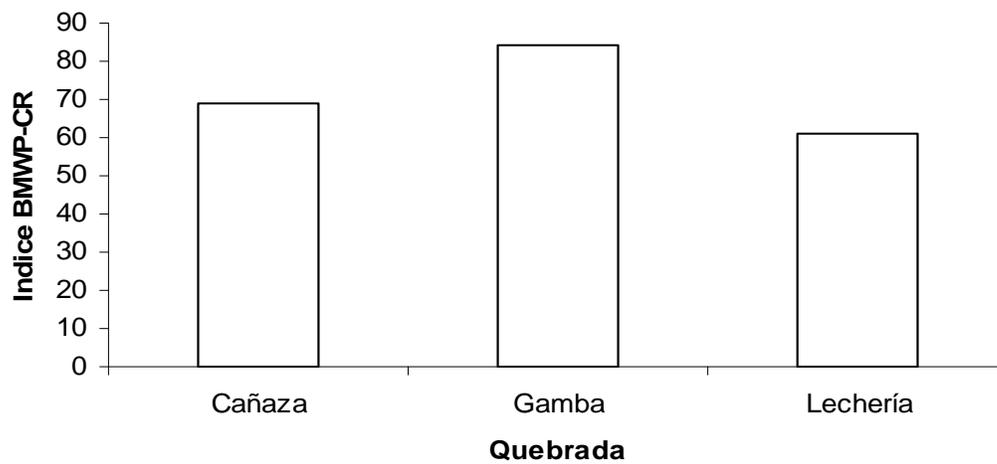


Fig. 7: Valores del BMWP-CR para las tres quebradas muestreadas

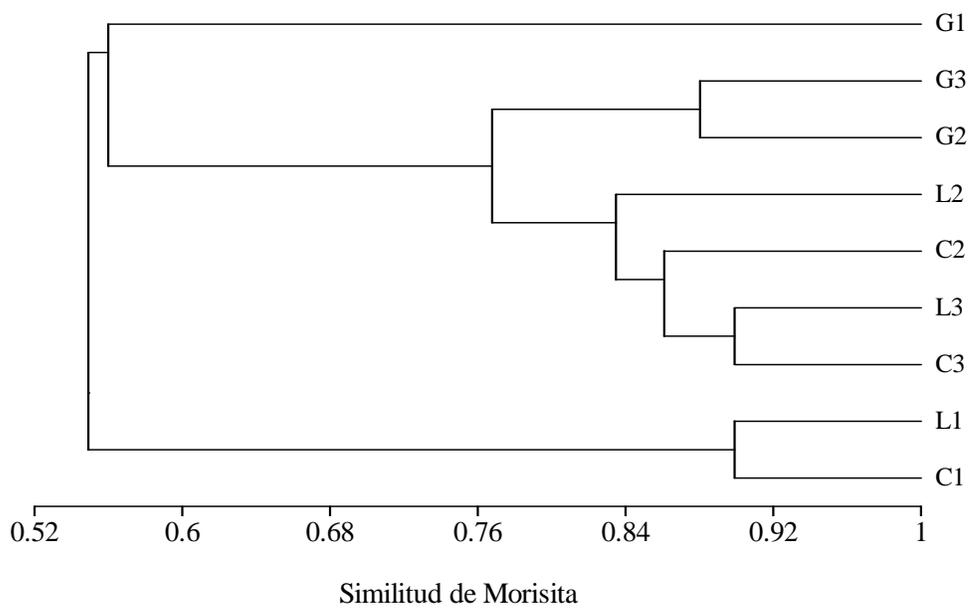


Fig. 8: Análisis de Similitud de Morisita entre los tres sitios de muestreo en las tres quebradas estudiadas.

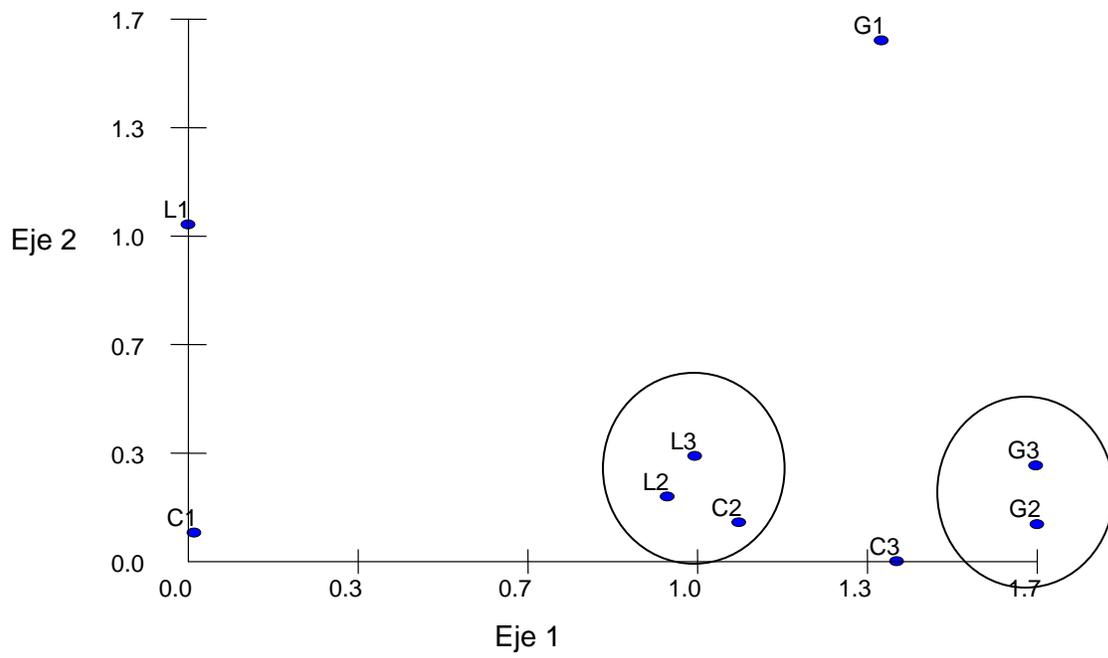


Fig. 9: Análisis de correspondencias sin tendencia para tres sitios con diferente sustrato en tres quebradas diferentes.

Influencia del microhábitat y el sitio en la abundancia y diversidad de la familia Passalidae en el bosque de la Gamba y el del Naranjal (Coleoptera, Scarabaeoidea)

Wendy Solís-Hernández

Coordinador: Stéphane Boucher

En Costa Rica la familia Passalidae se encuentra muy bien representada con aproximadamente 45 especies en 15 géneros y 2 tribus descritas, de apariencia similar pero variadas en tamaño, desde los 20 a los 70 milímetros de longitud (Boucher 2006). Los Pasálidos son relativamente abundantes y fáciles de encontrar en troncos y ramas de árboles en diferente estadio de descomposición. Estos, junto con otros organismos, juegan un papel muy importante en la degradación de la madera al perforarla y desmenuzarla. Esto permite una mayor rapidez de su oxidación y que las bacterias, hongos y otros artrópodos actúen y reintegren los componentes minerales y biológicos al suelo (humificación) para ser nuevamente aprovechados (Morón 1997, Castillo y Reyes-Castillo 2003).

La coloración de los adultos es muy característica del grupo: puede ser transitoriamente café clara (cuando recién han pasado del estadio de ninfa a inmaduro o adulto joven) o toda negra muy brillante en el estadio adulto maduro. Las larvas de la familia son fácilmente reconocibles por poseer el tercer par de patas muy reducidas y modificadas para producir estridulaciones (Reyes-Castillo & Halffter 1983, Valenzuela-González 1992).

Los Pasálidos son la única familia de coleópteros que exhiben un comportamiento subsocial desarrollado y complejo, formando grupos familiares o colonias compuestas por adultos maduros, inmaduros, pupas, larvas y huevos. Ellos se comunican mediante sonidos finos producidos por sus aparatos estridulatorios elaborados reforzando así la comunicación química, de las cuales probablemente depende su supervivencia (Schuster 1983).

Los adultos construyen galerías en troncos podridos, en donde viven toda su vida. Se alimentan de la celulosa presente en la madera. Además, ayudan a las larvas, pre- masticando la madera, ya que estas necesitan del aserrín y de algunas bacterias que son traspasadas por los adultos para alimentarse (Valenzuela-González 1992).

Por estas razones, la heterogeneidad química y morfológica de los árboles tropicales puede afectar la riqueza de las especies de algunos grupos de insectos, como es el caso de los Pasálidos. En estas circunstancias, la riqueza de los insectos puede estar estrechamente relacionada con la riqueza de especies de árboles, por lo que diferentes grupos de insectos responden en diferentes formas al mismo tipo de perturbación (Castillo & Lobo 2004), como por ejemplo el Bosque de la Gamba y el Naranjal los cuales son bastante similares. Por estas razones, los objetivos de este trabajo son 1. Comparar el bosque de la Gamba y el Naranjal según la abundancia de los pasálidos encontrados, 2. Determinar los diferentes microhábitats y la fauna asociada, 3. Comparar adaptaciones específicas a los microhábitats y la composición del grupo familiar (diferentes estadios, edad fisiológica de los adultos).

Materiales y Métodos

El estudio se realizó los días 10, 11, 12 de enero, en el bosque de la Gamba y en la parte baja y en la fila del bosque del Naranjal, localizados en la Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito en Puntarenas, Costa Rica. Según el sistema Zonas de Vida de Holdridge, estos bosques están definidos como tropicales muy húmedos (Hartshorn 1991), estos se caracterizan por presentar una precipitación anual de 4256 mm y temperatura promedio anual de 27°C (Jiménez y Soto 1985).

En el bosque La Gamba se seleccionaron dos troncos de árboles grandes, caídos a lo largo del río y otros troncos y ramas favorables que se encontraron a lo largo del camino de salida. En el Naranjal se recorrió la fila dividiéndola en dos sectores "Naranjal abajo" (N. abajo) y "Naranjal arriba" (N. arriba). En ambos sectores se seleccionaron los troncos y ramas caídos que presentaran cierto grado de putrefacción (favorables para un hábitat potencial de los Pasálidos).

En ambos sitios se revisó el suelo en que se localizaban los troncos y se rompieron las partes más degradadas, o las que tenían marcas de ocupación potencial (desechos, aserrín, galerías). Para esto se utilizó un hacha y una paleta para recolectar las colonias.

Para cada tronco se registraron los ocupantes del tronco y se clasificaron como competidores, Pasálidos y vacío, los pasálidos se clasificaron según su estadio en adulto, cadáver, huevos, larvas y pupa y se registró el número de individuos, sexo. Además se hizo una clasificación del microhábitat de acuerdo con la profundidad o el lugar en que se encontraban en el tronco para esto se utilizaron las siguientes categorías: duramen, humus y subcortícula, subcortícula, subcortícula hasta duramen. Por último se clasificó las galerías de los pasálidos en reciente o vieja de acuerdo con la condición de los restos de la madera. Se hicieron tablas de contingencia para comparar los ocupantes, los estadios los micro hábitats entre los sitio (Gamba, N. arriba y N. abajo). La mayoría de las identificaciones específicas y sexuales se realizaron en el laboratorio. Además se realizaron pruebas chi cuadrado para probar diferencias en la abundancia de Pasálidos entre sitios. Se calculó un índice de Shannon (log natural) para medir la diversidad de Pasálidos por sitio, y para la condición de la galería se realizó la prueba de Fisher (F).

Resultados

En los tres sitios se encontraron un total de 157 individuos, de los cuales la mayor cantidad se presentaba en la Gamba con 93 individuos en 10 troncos revisados, y la menor cantidad en el Naranjal Arriba (N. arriba) con 15 individuos en 91 troncos revisados (Cuadro 1). Para los diferentes estadios se observó que en La Gamba hay una ausencia de cadáveres, por el contrario tanto en el naranjal arriba como en el naranjal abajo se observó una ausencia de huevos y pupas, observándose claramente una diferencia significativa entre los sitios ($X^2=31.19$, $gl=5$, $p<0.00$, Cuadro 2).

Hay diferencias significativas entre los sitios con respecto a su composición de especies ($X^2=135.74$, $gl=9$, $p<0.001$, Cuadro 3), la especie *Rhodanthopus spiniger* es la única especie que se encuentra en los tres sitios, mientras que *Heliscus eclipticus*, *Spurius sp nov* y *Passalus tlascalala* solo se encuentran en La Gamba. Al analizar los datos por sitio y especie se obtuvo que N. abajo presentó 7 especies con un total de 93 individuos siendo así el lugar con mayor diversidad ($H=1.38$, $J=0.71$, Cuadro 4) encontrando a *Popilius erotylus* solamente en este sitio; por el contrario el N. arriba

presenta la menor diversidad con tan sólo 3 especies y compartiendo todas sus especies con los otros 2 sitios ($H=0.97$, $J=0.88$, I Cuadro 4).

Se revisaron un total de 185 troncos caídos, se obtuvo diferencias significativas con respecto a la ocupación del tronco en los tres sitios, de los cuales N. arriba es el que presenta mayor cantidad de troncos ocupados por competidores, N. abajo presenta la mayor cantidad de troncos vacíos, o sea sin Pasálidos ni competidores y en la Gamba el 50% de los troncos estaban ocupados por Pasálidos ($X^2=54.75$, $gl=2$, $p<0.001$, Cuadro 5). Al estudiar los grupos familiares en cada sitio se encontró que hay diferencias significativas entre los sitios con respecto a la preferencia del microhábitat ($X^2=33.50$, $gl=3$, $p<0.001$, Cuadro 6). Además se observó que la mayor cantidad de galerías viejas se encuentran en el naranjal abajo mientras que en la Gamba se encuentran la mayor cantidad de galerías recientes (Fisher= 0.0296, Cuadro 7).

Discusión

El encontrar una mayor cantidad de individuos por tronco en La Gamba que en el Naranjal, tanto arriba como abajo arriba nos sugiere que tanto la diversidad como la riqueza de un sistema biológico tropical pueden incrementarse o disminuirse según el grado de alteración que presenten los lugares. Los Pasálidos sin embargo, dependen principalmente de la descomposición del árbol, el cual es un proceso heterogéneo que varía a lo largo del tronco y con el tiempo, indicándonos así, la posibilidad de que el Bosque La Gamba presenta un menor grado de alteración (Reyes-Castillo *et al* 1984).

Al determinar en todos los sitios estudiados una gran cantidad de individuos en los diferentes estadios nos puede indicar que estos organismos están muy bien adaptados a los diferentes hábitats. Sin embargo, en la Gamba se observa una ausencia de cadáveres al compararlo con los otros dos sitios y una buena cantidad de huevos, pupas, prepupas y adultos, indicando la presencia de grupos sociales diversificados y recientemente instalados (Reyes-Castillo *et al* 1984). Por el contrario, en El Naranjal encontramos una ausencia de huevos, pocas larvas y pupas, una mayoría de adultos viejos y cadáveres; en otros términos, con una mayoría de familiares viejos. Estos datos, junto a las características ambientales observadas, pueden indicar que para los Pasálidos, que estamos frente: 1, un ambiente menos favorable (ausencia de húmus; pedología más reseca para los desechos celulolíticos o que estos dos factores favorecen la presencia de numerosos competidores); 2, posiblemente un ambiente con un grado de perturbación fanerogámica más elevado, lo que quiere decir que tiene diversidad menor en grandes árboles y especies introducidas inadecuadas, o 3, los dos factores disminuyendo el número de troncos y ramas muertos, los microhábitats favorables y la humedad indispensable al menos al nivel del suelo (Smith *et al.* 2001, Boucher 2006).

Se halló la especie *Rhodocanthopus spiniger* en los tres sitios, donde según la literatura está es especialista con respecto a su microhábitat, se puede encontrar en lugares tanto perturbados como no perturbados. Además en la Gamba se observó *Heliscus eclipticus* especialista de lugares preservados y *Spurius sp. nov* que es especialista de bosques poco perturbados, mientras que solamente en el naranjal abajo se encontró *Popilius erotylus*, la cual es una especie especialista de lugares preservados (Boucher 2006). Por la presencia de estas especies nos tiende a indicar y comprobar el hecho de que ambos lugares son muy similares.

Al analizar los datos se observó que la gamba presentó un 50% de los troncos con Pasálidos, en contraste, el Naranjal arriba y Naranjal abajo presentaron una gran cantidad de troncos vacíos u ocupados por competidores principales. El hecho de,

encontrar muchos competidores y no encontrar Pasálidos, nos sugiere que probablemente están desplazándolos ya que ocupan el mismo hábitat y presentan una gran competencia por la celulosa (Boucher 2006). Además estos análisis concuerdan claramente con las teorías de que con una alta frecuencia de interacciones competitivas los individuos tenderán a disminuir su diversidad y que presentan una gran separación de nichos (Grant y Schluter 1984).

De acuerdo a la morfología de los Pasálidos, ellos se adaptan a diferentes microambientes, por ejemplo, las especies con cuerpos delgados se encuentran principalmente en la corteza (subcortícula), las especies grandes y cilíndricas se encuentran generalmente en el duramen, por lo tanto, su forma le da facilidad de movimiento entre el sustrato, influyendo en sus diferencias fisiológicas alimentarias (Reyes-Castillo *et al* 1984, Castillo *et al.* 1992). Por estas razones, se pudieron encontrar Pasálidos distribuidos en todos los diferentes microhabitats, aunque es necesario destacar que solamente en la Gamba se encontraron individuos en humus. Esto puede ser debido a que en la Gamba había cierto grado de humus, por el contrario, tanto en el naranjal arriba, como en el naranjal abajo se observó la ausencia total de humus.

Se pudo observar una gran cantidad de galerías viejas en el naranjal abajo y una gran cantidad de galerías jóvenes en la Gamba. Según Reyes-Castillo *et al* (1984), la galería es iniciada por uno de los individuos de la pareja, posteriormente esta es alargada y ensanchada por el grupo familiar. Estos hechos, apoyan que tanto el Naranjal arriba como abajo están siendo afectados por una serie de condiciones ambientales que presentan un deterioro en las poblaciones de Pasálidos.

A lo largo de este estudio, se determinó que la diversidad de estos organismos se puede ver afectada por muchos factores como las especies vegetales en descomposición, la cantidad de troncos caídos, su estado de pudrición, el tipo y actividad de colonizadores previos, las condiciones ambientales que rodean el tronco, el estado de desarrollo del insecto, así como el estado del grupo familiar, la condición de la galería, entre muchos otros (Castillo *et al.* 2003). Sin embargo, existe una tendencia a pensar que la Gamba es un lugar que presenta mayor cantidad de condiciones o factores de un bosque preservado en comparación con el Naranjal, en lo que se refiere al hábitat requerido por las especies de Passalidae.

Finalmente, se puede considerar que se recolectó en tres días una buena representación de la fauna potencial en Pasálidos del bosque húmedo de Golfito (aprox. el 50% de las especies y probablemente más para los géneros). Solamente nuevas observaciones y recolectas permitieran saber si la fauna general de Golfito puede ser considerada como bien preservada o no. Mientras eso, se puede considerar como adecuadas las técnicas de recolecta para la familia; otras técnicas deberían ser usadas para recolectar especies raras, muy especializadas, que no viven en maderas podridas, como por ejemplo, los que viven en los nidos de hormigas *Atta* (Hendrichs & Reyes-Castillo 1964).

Bibliografía

Boucher S, 2006. Évolution et phylogénie des Coléoptères Passalidae (Scarabaeoidea). Annales de la société entomologique de France. International Journal of entomology 41: 1-603.

- Castillo, M. & J, Lobo. 2004. A comparison of passalidae (Coleoptera, Lamellicornia) diversity and community structure between primary and secondary tropical forest in Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13: 1257-1269
- Castillo, M & P, Reyes-Castillo, 2003. Los Passalidae: coleópteros tropicales degradadores de troncos de árboles muertos, pp. 237-262. En: Álvarez-Sánchez, J.; Naranjo-García, E. (eds.). *Ecología del suelo en la Selva Tropical Húmeda de México*. UNAM, México. 302 p.
- Grant, P. & D, Schluter. 1984. Interspecific competition inferred from patterns of guild structure. *Ecological Communities*. Columbia University press, New York. 159-181p.
- Hartshom, G. 1991. Plantas: Introducción, pp 123. En: D.H. Janzen (ed). *Historia natural de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- Hendrichs, J. & P. Reyes. 1963. Asociación entre coleópteros de la familia Passalidae y hormigas. *Ciencia, Mex.* 22: 101-104.
- Jiménez, J.A. & R. Soto. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica. *Revista Biología Tropical*, 33:25-37.
- Morón, M. A., B. Ratcliffe & C. Deloya. 1997. Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia, Vol. I Familia Melolonthidae. CONABIO-SME México. 280 p.
- Reyes-Castillo, P & G, Halffter. 1984. La estructura Social de los Passalidae. *Folia Entomológica Mexicana* 61: 49-72.
- Schuster, J. 1983. Acustical Signals of Passalid Beetles:Complex Repertoires. *The Florida Entomologist* 66: 486-496.
- Smith, R. & T. Smith. 2001. *Ecología*. 4ª Ed. Pearson Education, S.A. Madrid. 669 p
- Valenzuela-González, J. 1993. Pupal Cell-Building Behavior in Passalid Beetles (Coleoptera: Passalidae). *Journal of Insect Behavior*. 6: 33-41.
- Valenzuela-González, J. 1992. Adult-Juvenile alimentary relationships in Passalidae (Coleoptera). *Folia Entomologica Mexicana* 85:25-37.

Cuadro 1. Número de Individuos totales de Pasálidos encontrados en los diferentes sitios estudiados bosque de la Gamba y Bosque del Naranjal en la parte baja (N. abajo) y en la fila (N. arriba).

Sitio	# troncos revisados	Total de Individuos
Gamba	10	93
Naranjal Abajo	84	49
Naranjal Arriba	91	15
Total	185	157

Cuadro 2. Número de Individuos por estadios de Pasálidos encontrados en los diferentes sitios estudiados, bosque de la Gamba y en el Bosque del el Bosque del Naranjal en la parte baja (N. abajo) y en la fila (N. arriba).

Estadios	Gamba	N. abajo	N. arriba	Total general
Adulto	38	32	8	78
Cadáver		6	1	7
Huevos	16			16
Larva	36	10	6	52
Pupa	2			2
Total general	93	49	15	157

Cuadro 3. Composición de especies y número de individuos por sitio en los diferentes sitios estudiados bosque de la Gamba y en el Bosque del Naranjal en la parte baja (N. abajo) y en la fila (N. arriba).

Especie	Gamba	N. abajo	N. arriba	Total general
<i>Heliscus eclipticus</i>	5			5
<i>Passalus contractus</i>	10	10		20
<i>Passalus nevermanni</i>	1	8		9
<i>Passalus tlascala</i>	1			1
<i>Paxillus minor</i>	26	2		28
<i>Popilius erotylus</i>		1		1
<i>Rhodocanthopus spiniger</i>	6	5	2	13
<i>Spurius sp. nov.</i>	44			44
<i>Verres cavifrons</i>		19	8	27
<i>Veturius cirratus</i>		4	5	9
Total general	93	49	15	157

Cuadro 4. Índices de diversidad por sitio en los diferentes sitios estudiados bosque de la Gamba y en el Bosque del Naranjal en la parte baja (N. abajo) y en la fila (N. arriba)

	Gamba	N. abajo	N. arriba
Taxa	7	7	3
Individuos	93	49	15
Dominancia D	0,32	0,24	0,41
Shannon H	1,38	1,64	0,97
Equidad J	0,71	0,84	0,88

Cuadro 5. Total de troncos estudiados en los sitios del bosque de la Gamba y Bosque del Naranjal en la parte baja (N. abajo) y en la fila (N. arriba).

	Gamba	N. abajo	N. arriba	Total general
Competidores	3	35	72	110
Passalidos	5	5	4	14
Vacíos	2	44	15	61
Total general	10	84	91	185

Cuadro 6. Distribución de individuos con respecto al microhábitat en los diferentes lugares estudiados bosque de la Gamba y Bosque del Naranjal en la parte baja (N. abajo) y en la fila (N. arriba)

Microhábitat	Gamba	N. abajo	N. arriba	Total general
Duramen	27	6	5	38
Humus y Subcortícula	6	0	0	6
Subcortícula	13	14	3	30
Subcortícula - duramen	0	14	4	18
Total general	46	34	12	92

Cuadro 7. Condición de la galería estudiada en los diferentes sitios estudiados bosque de la Gamba y Bosque del Naranjal en la parte baja (N. abajo) y en la fila (N. arriba) (Fisher = 0.0296).

Galería	Gamba	N. abajo	N. arriba	Total general
Reciente	10	3		13
Viejo	5	10	4	19
Total general	15	13	4	32

Territorialidad y función de la posición sobre hojas en *Archisepsis sp.* (Diptera: Sepsidae)

Ana María Conejo-Barboza,

Coordinador: William Eberhard

En general la familia Sepsidae comprende moscas entre 2 y 6 mm, son de cuerpo delgado y oscuro, con el abdomen constreñido, se parecen a pequeñas hormigas aladas y negras (McAlpine *et al.* 1987). Mueven sus alas en forma intermitente, son comunes sobre la vegetación, donde se postran para alimentarse de las glándulas de las plantas que producen sustancias azucaradas. También las podemos encontrar visitando flores y de forma numerosa sobre boñigas y otro tipo de materia orgánica en descomposición (Zumbado 1999).

El estiércol y la carroña son ricos en nutrientes debido a la presencia de microorganismos que abundan en ellos, por lo que varias especies de hembras de la familia Sepsidae se alimentan y depositan sus huevos en estos medios, donde también las larvas no salen hasta que terminan de comer y están listas para formar la pupa en el suelo cercano (Eberhard 2000).

De esta manera la disponibilidad de este recurso influye sobre el comportamiento de las moscas de la familia Sepsidae, así pueden observarse actividades relacionadas con agresión y reproducción que pueden sugerir el tipo de territorialidad en los grupos de individuos que se posan en las hojas cercanas al sitio que posea una fuente del recurso, por ello el objetivo de este trabajo es relacionar la distribución, actividad y densidad de la mosca *Archisepsis sp.* respecto a la cercanía de la fuente de alimentación y oviposición.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó el día 12 de Enero de 2008 en el camino que va hacia la lechería. Se escogieron seis sitios a lo largo del camino separados cada uno por 20 pasos largos, donde se colocó la boñiga que corresponde al recurso. Para cada sitio se construyeron tres hojas artificiales con platos plásticos cuadrículados (1cm²), los cuales se localizaron a 5, 30cm y 1m de la boñiga.

Se realizó como mínimo 10 min de observaciones por cada sitio, en cada minuto se anotaba la cantidad inicial y final de *Archisepsis sp.* en cada una de las tres hojas artificiales para determinar la densidad, dividiendo el total de moscas por minuto entre el área de la percha artificial.

Las observaciones de comportamiento se realizaron sobre la hoja a 5cm de la boñiga, se cuantificó la distancia a que se realizaba la actividad, calculando el número de cuerpos que se desplazó el individuo que se escogió para observar durante el minuto, esta distancia es alrededor de 5mm que corresponde a la longitud del cuerpo de *Archisepsis sp.*

Para determinar la distribución de las moscas sobre las perchas artificiales se colectaron los platos plásticos para determinar y cuantificar las excretas con respecto a la cuadrícula del plato plástico.

Se realizó una regresión entre la distancia a la cual ocurrió la actividad de *Archisepsis sp.* y la densidad de individuos, un Análisis de varianza entre la densidad de

individuos con respecto a la distancia de la boñiga (5cm, 30cm y 1m), se determinó la distribución en la percha de *Archiseopsis sp.* por medio de un coeficiente de dispersión y prueba chicuadrado, con las excretas de las moscas depositadas sobre las hojas artificiales y por último se correlacionó el número de excretas con el número de moscas.

Resultados

Se encontró que la distancia de ataque de *Archiseopsis sp.* disminuye con la densidad de individuos sobre la percha ($F=11.13$, $gl=1$; $p<0.05$), esta relación se puede describir de forma lineal como se muestra en la figura 1.

La densidad de moscas disminuye con forme se aleja de la percha ($F=162.57$, $gl=2$; $p<0.0001$) se puede observar en la figura 2 como hay una mayor densidad en la hoja que esta a 5cm de la boñiga.

El coeficiente de dispersión calculado en cada una de las tres distancias, 5cm, 30cm y 1m ($x^2=1003,08$; $gl=165$; $P<0.001$, $x^2= 366$; $gl=165$; $P<0.001$ y $x^2=250,96$; $gl=165$; $P<0.001$) fue mayor a 1 por lo que la distribución de las moscas *Archiseopsis sp.* sobre las perchas artificiales es de forma agregada hacia el borde de la hoja artificial en dirección donde esta ubicada la plasta (Fig. 3).

Finalmente hay una correlación positiva entre el número de excretas contabilizadas y el número de moscas *Archiseopsis sp.* identificadas sobre las perchas artificiales (Fig. 4).

Discusión

La evidencia sobre el comportamiento social de las moscas de la familia Sepsidae es escasa en la literatura, sin embargo hay observaciones que permiten establecer suposiciones, por ejemplo se sabe que las hembras tienen que desplazarse a sitios específicos para alimentarse y colocar sus huevos, de esta manera los machos buscan estos lugares para realizar encuentros y poder intentar copular con ellas (Eberhard 2002).

Un patrón que se ha observado es que se encuentran mas cantidad de machos que hembras en las cercanías de boñigas o estiércol, pasan el tiempo chocando entre sí e intentando subirse sobre cualquier hembra que encuentren, generalmente el macho no realiza cortejo previo, únicamente se lanza sobre la hembra desde donde se encuentre.

Es de esperar que al aumentar la densidad de individuos las distancias de los diferentes comportamientos ya sea sexual o de ataque disminuyan al estar los individuos mas próximos unos de otros, esta actividad sugiere un tipo de territorialidad móvil, debido a que depende de la ubicación del recurso que va a atraer la mayor cantidad de individuos los cuales van a tener mas oportunidad de interactuar a menores distancias (Eberhard 2000).

Una vez que el macho logra sujetar una hembra la corteja con frotos y vibraciones de sus patas mientras realiza el intento de copularla, este método de esperar hembras cerca del recurso que ellas necesitan se ha observado en varias especies de animales donde la mayoría de individuos se reúnen, en este caso la posición favorable fue la hoja a 5cm en donde también la percepción del recurso por medio de su olor es mayor (Eberhard 2005).

Se ha reportado que en los sitios de apareamiento de las moscas de la Familia Sepsidae se presenta agregaciones grandes de individuos así como en los sitios de

oviposición de tal manera que la distribución observada coincide lo descrito en la literatura, precisamente por la cercanía y disponibilidad del recurso (Eberhard 2000).

La mayoría de Sepsidos que se encuentran cercanos al estiércol no están posados directamente sobre el mismo, si no sobre hojas y hojarasca alrededor, ya que el recurso presenta potenciales depredadores que si se mantienen sobre la boñiga, estudios previos mencionan que las hojas mas grandes y cercanas a la boñiga son sitios atractivos para reposo, lo cual se refleja también en este trabajo donde las excretas y la distancia están relacionadas a la densidad de moscas sobre la percha mas cercana al recurso (Eberhard 2005).

Bibliografía

- Eberhard, W. 2000. Species-specific genitalic copulatory courtship in Sepsid flies (Diptera: Sepsidae, *Microsepsis*) and theories of genitalic evolution. *Evolution*. 55(1): 93-102.
- Eberhard, W. 2000. Benjavor and reproductive status of *Microsepsis armillata* (Diptera: Sepsidae) flies away from oviposition sites. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93(4): 966-971.
- Eberhard, W. 2002. The relation between aggressive and sexual benjavor and allometry in *Palaeosepsis detatiformis* (Diptera: Sepsidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 75(4): 317-332.
- Eberhard, W. 2005. Falta título En: Lobo, J y F. Bolaños (eds.) *Historia Natural de Golfito Costa Rica*. INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 264p.
- McAlpine, J.F. 1987. *Manual of Nearctic Diptera*. Volume 2. Biosystematics Research Centre. Canada.
- Zumbado, M. A. 1999. *Dípteros de Costa Rica* Diptera. INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 144p.

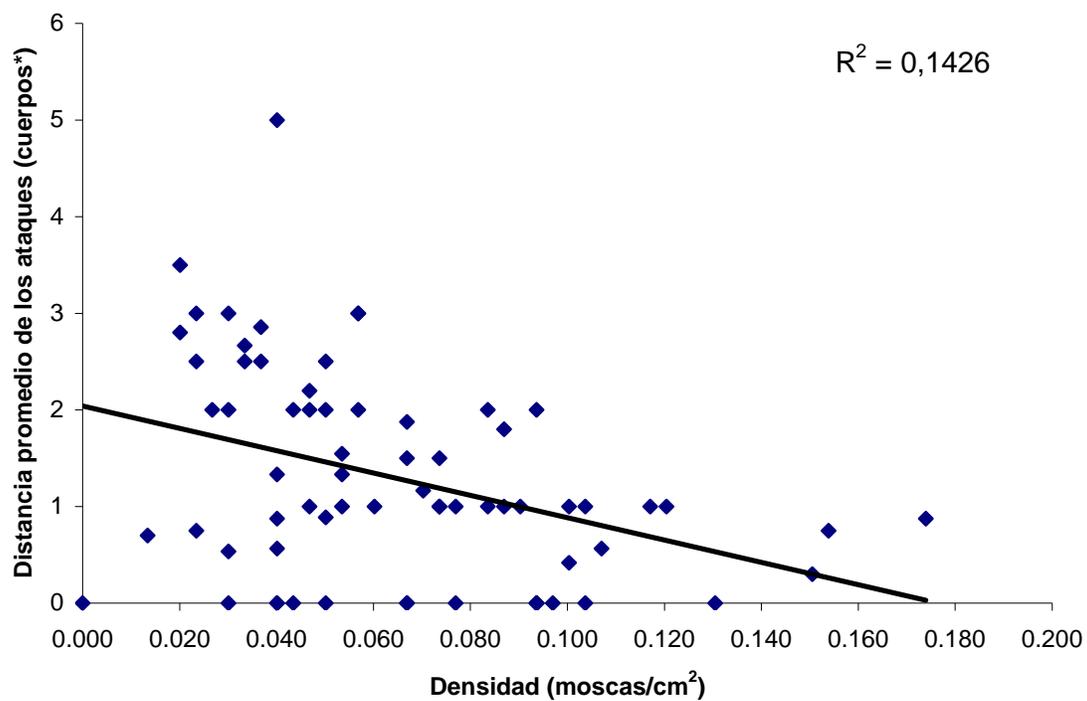


Fig. 1: Relación entre la densidad de moscas y la distancia a la que estas atacan.*El cuerpo mide aproximadamente 5mm.

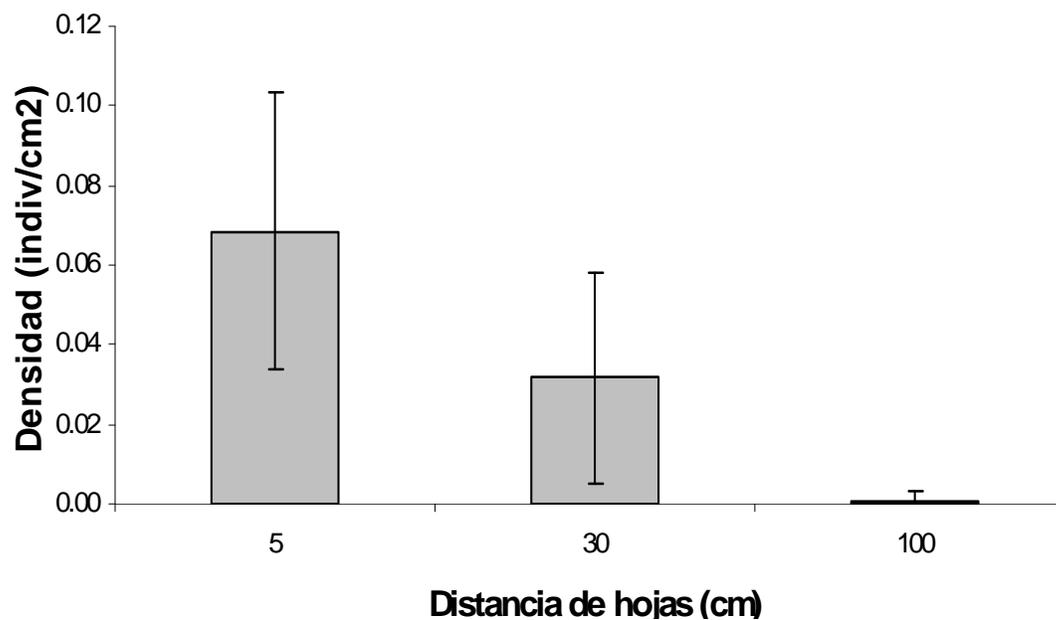


Fig. 2: Análisis de varianza de la densidad de moscas con respecto a la distancia de la plasta.

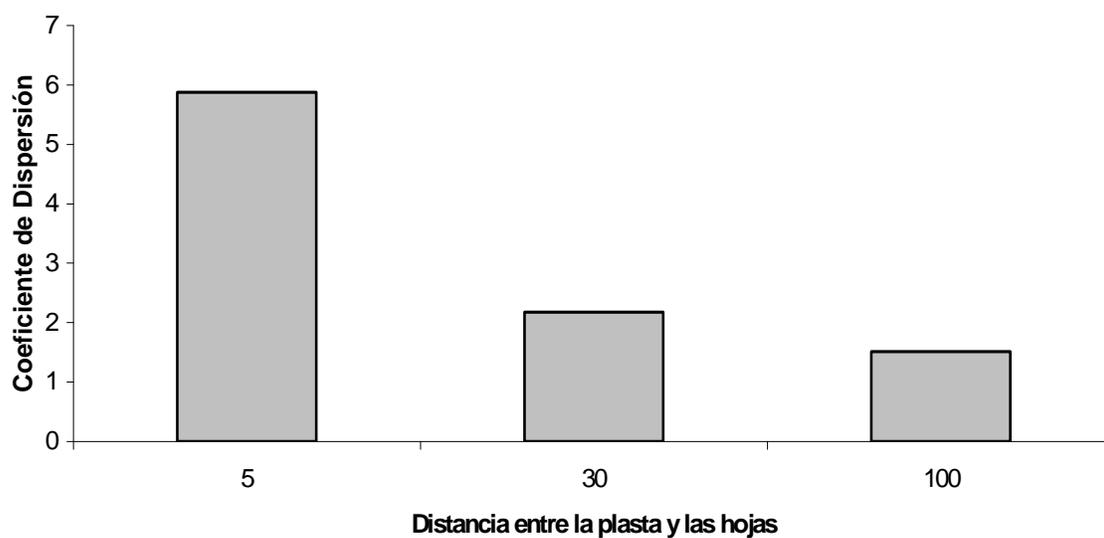


Fig. 3: Distribución de las moscas sobre las hojas artificiales.

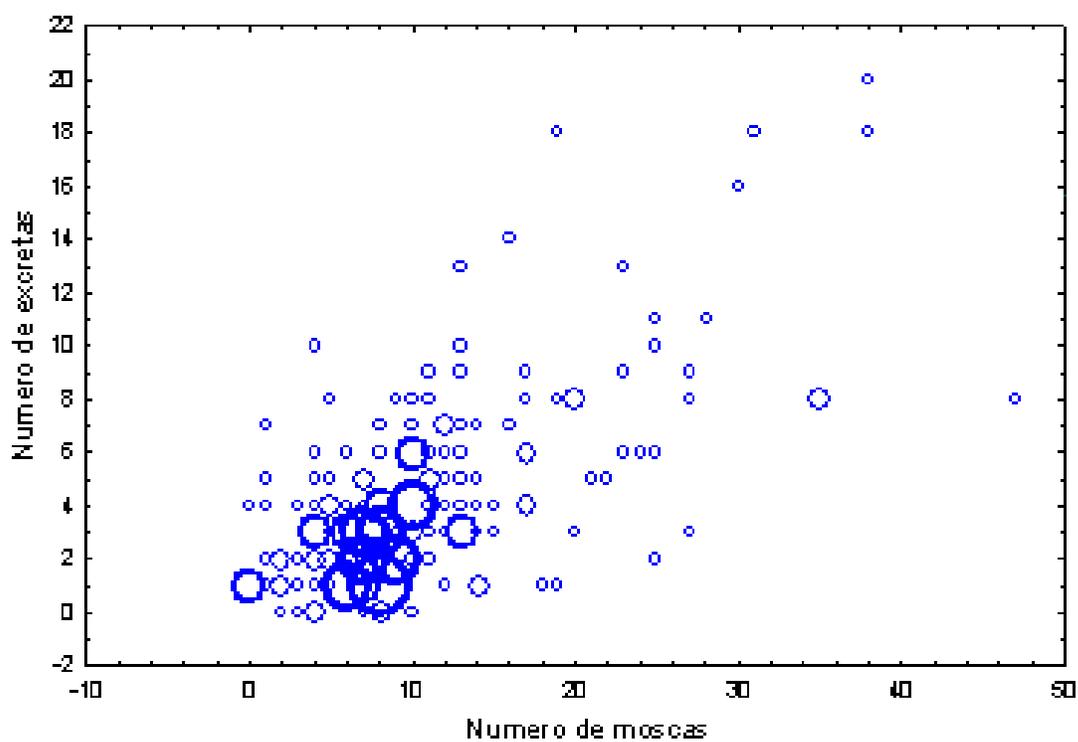


Fig. 4: Correlación entre el numero de moscas y de excretas sobre las hojas artificiales.

Uso de puentes naturales y sustratos de forrajeo por *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae)

Amandine Bourg

Coordinador: Gilbert Barrantes

Las hormigas de la tribu Attini (Formicidae) se diferencian de otras hormigas por su capacidad de cultivar y alimentarse de hongos. Para mantener el cultivo, cortan flores y hojas, que llevan al nido. Esta tribu, geográficamente limitada al Nuevo Mundo, comprende 12 géneros y 190 especies. Las zompopas son herbívoros dominantes del Neotrópico: se ha calculado que de un 12 a un 17 por ciento de la producción de hojas en bosques tropicales son consumidos por *Atta* (Hölldobler & Wilson 1990). Los nidos de *Atta* pueden contener de 2 a 7 millones de individuos. Una colonia puede perdurar de 20 a 30 años, y llegar a medir 250 m², con más de 300 cámaras. En Costa Rica, *Atta* se encuentra en bosques por debajo de los 2000 msnm (Stevens 1983). La especie de *Atta* observada en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito es *Atta colombica* (Hanson *et al* 2005).

Atta presenta polimorfismo en tamaño y función de las obreras. Las más grandes se denominan soldados, y se encargan de la defensa del nido. Las menores son las jinetes, que montan la hoja que lleva otra obrera para asegurar el equilibrio de la carga y defenderla contra posibles parásitos, y que procesan las hojas que llegan al nido, triturándolas y limpiándolas antes de su llegada a los jardines. Las obreras de tamaño medio se encargan de cortar hojas, que llevan al nido para alimentar al hongo del que se alimenta la colonia. Este hongo es *Leucoagaricus gonglyophorus* (Agaricales: Lepiotaceae) (Hanson *et al* 2005). Las obreras más grandes limpian los trillos de forrajeo, removiendo obstáculos menores (Hanson *et al* 2005). Se menciona otra casta: los scouts, encargada de la búsqueda del mejor sendero posible hacia la fuente de alimento (Howard *et al* 1996); no se ha determinado si es una casta aparte realmente, o si son obreras que realizan esta actividad al inicio de la mañana (Barrantes Com. Pers. 2008).

Las colonias de *Atta* contribuyen en gran parte con el ciclo de nutrientes en el bosque: nidos abandonados son fuente importante de nutrientes para insectos y microorganismos (Stevens 1983). Además, estimulan el crecimiento de nueva vegetación y enriquecen el suelo (Hölldobler & Wilson 1990).

Se dice que el valor adaptativo de una colonia está relacionado con la cantidad de hongo que puedan producir (Stevens 1983) y por ende, la velocidad en que lleven material fresco a los jardines de hongo. Según el otro trabajo grupal realizado con *Atta*, en este mismo año y Burd y colaboradores (2002), la optimización de uso de sustrato se incrementa al usar puentes ya que esto aumenta la velocidad de paso de las hormigas.

En la presente investigación, se pretendía observar el uso del sustrato por *Atta cephalotes*, en dos aspectos: la preferencia de sustrato, en cuanto a su posición, vertical u horizontal, y determinar las situaciones en que los puentes naturales, es decir, ramas caídas, eran usados. Se suponía que el recurso iba a ser más rápidamente localizado al estar sobre un sustrato vertical, pues *Atta* corta hojas frescas, de arbustos y árboles. Además, se esperaba que el uso de puentes se viera favorecido por la dificultad del terreno transitado, pues supondría un menor esfuerzo para las hormigas transitar el puente que limpiar el camino.

Materiales y Métodos

El 12 de enero del 2008 en el sector El Naranjal del Refugio Nacional de Fauna Silvestre Golfito se realizaron varias mediciones:

Preferencia de uso de sustrato con respecto a la inclinación

Para determinar preferencia por el alimento colocado sobre sustrato vertical u horizontal, se colocaron dos ramas cargadas de cebo a lados opuestos del sendero: la una en posición vertical, la otra, horizontal. Además, se colocó cebo sin soporte a uno de los dos lados, de forma aleatoria. El cebo consistió en hojuelas de maíz. Luego se procedió a ver a cuál de los tres cebos llegaban primero las hormigas. El tiempo máximo de espera fue de 10 minutos. Esto se realizó en quince sitios diferentes durante toda la mañana. Se hizo un chi cuadrado de heterogeneidad para determinar si existía realmente preferencia por alguno de los cebos.

Usos de puentes naturales por las hormigas

Para seis nidos diferentes de *Atta*, se colocó dos ramas torcidas, separadas lo suficientemente como para no interferir entre sí. Ambas fueron colocadas en un sitio en que el sendero estuviera limpio, pero a una se le dejó el sendero tal cual estaba y a la otra se le agregó artificialmente obstáculos tales como hojas y palitos de diferente tamaño, para aumentar la rugosidad del sustrato por el que transitaban las hormigas en condiciones normales. Luego se esperó a ver la reacción de éstas ante la rama. Para mostrar qué tan importante era el uso de los puentes naturales en la naturaleza, se midió los senderos y la distancia ocupada por puentes naturales, para obtener un porcentaje ocupado por los puentes.

Resultados y discusión

Contrario a lo que se esperaba, las hormigas no prefirieron el cebo colocado al final de una rama vertical, sino el que se encontraba a ras del suelo ($X^2= 3$, $gl=2$, $p=0.2231$, Fig. 1).

Esto puede explicarse porque las hormigas del género *Atta* dejan marcas de caminos, por medio de feromonas, que perduran varios días, y hasta meses (Hölldobler & Wilson 1990). Los cebos sin rama pueden haber estado sobre uno de estos caminos. Además, se ha observado que las zompopas tienden a explorar más en horas tempranas de la mañana (Farji-Brener *et al* 2007), por lo que la hora pudo haber influido en los resultados.

El porcentaje promedio de puentes naturales en senderos fue de 8,26 ($\pm 10,46$)%, con una gran variación, de 0 a 23%. Esto es consistente con lo observado en la literatura, donde se reporta que 9,3% de los senderos de la misma especie son ocupados por ramas o puentes naturales (Farji-Brener *et al* 2007).

Como se esperaba, existe preferencia al uso de puentes en sitios sin hojas, no así en sitios limpios ($p= 0.01562$). Esta preferencia fue absoluta, sin importar la longitud del puente, que superó en varias ocasiones el metro de longitud. En sitios sin hojarasca, las hormigas continuaban con su camino regular, ignorando el puente natural. En sitios con hojarasca, las hormigas se aglutinaban a ambos extremos de la rama, hacían una reunión en la cual hacían contacto por medio de sus antenas, y se aventuraban poco a poco por la rama. El paso se daba en ambas direcciones, pero las obreras que venían

en dirección contraria al paso normal de hojas eran las que primero lograban atravesar los obstáculos. Una vez pasaban unas pocas, el flujo regular de hormigas se reestablecía rápidamente, usando el puente.

El paso usando estas ramas claramente disminuye el tiempo de transporte de las hojas al nido. Esto presenta varias ventajas: reduce la desecación de la materia vegetal transportada, reduce el tiempo de exposición a parasitoides voladores y reduce el costo de mantenimiento que tienen los senderos normalmente (Farji-Brener et al 2007). Según Dussutour y colaboradores (2007), los senderos de *Atta* no sólo sirven para transportar hojas, sino que también promueven el contacto social y permiten el intercambio de información entre obreras.

Contrario a lo que se esperaba, las hormigas no prefirieron el cebo colocado al final de una rama vertical, sino el que se encontraba a ras del suelo.

El uso de puentes naturales en los nidos fue de alrededor de un 8%. En el experimento las hormigas usaron los puentes colocados cuando estos implicaban un menor esfuerzo, es decir, donde el sendero tenía ramas y hojas, pero ignoraron el puente cuando se trataba de un sendero limpio.

Agradecimientos

Sobra decir que este trabajo fue grupal, por lo que le agradezco a mis compañeros Carolina Esquivel, Edwin Gómez, Sebastian de la Osa, Priscilla Palavicini, Wendy Solís y Juan C. Zúñiga por la colaboración, no solo en la toma de datos sino también en el laboratorio, para elaborar la presentación y la búsqueda de literatura.

Bibliografía

- Burd, M., D. Archer, N. Aranwela & D. J. Stadling. 2002. Traffic dynamics of the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *American Naturalist* 159 (3): 283-293.
- Dussutour, A., S. Beshers, J.-L. Deneubourg & V. Fourcassie. 2007. Crowding increases foraging efficiency in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Insectes Sociaux* 54 (2): 158- 165.
- Farji-Brener, A., G. Barrantes, O. Laverde, K. Fierro-Calderón, F. Bascopé & A. López. 2007. Fallen Branches as Part of Leaf-Cutting Ant Trails: Their Role in Resource Discovery and Leaf Transport Rates in *Atta cephalotes*. *Biotropica* 39(2): 211–215
- Hanson, P., J.-L. Weng & J. Lobo. Las hormigas zompopas. En: Lobo Segura, J. & F. Bolaños Vives. 2005. *Historia Natural de Golfito- Costa Rica*. INBio, Santo Domingo de Heredia Costa Rica. 169-178.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, Estados Unidos. 732 p.
- Howard, J. J., L. M. Henneman, G. Cronin, J. A. Fox & G. Hormiga et al 1996. Conditioning of scouts and recruits during foraging by a leaf-cutting ant, *Atta colombica*. *Animal Behaviour* 52 (2): 299-306.
- Stevens, G.C. 1983. En: Janzen (Ed.). *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press, Estados Unidos. 688-691.

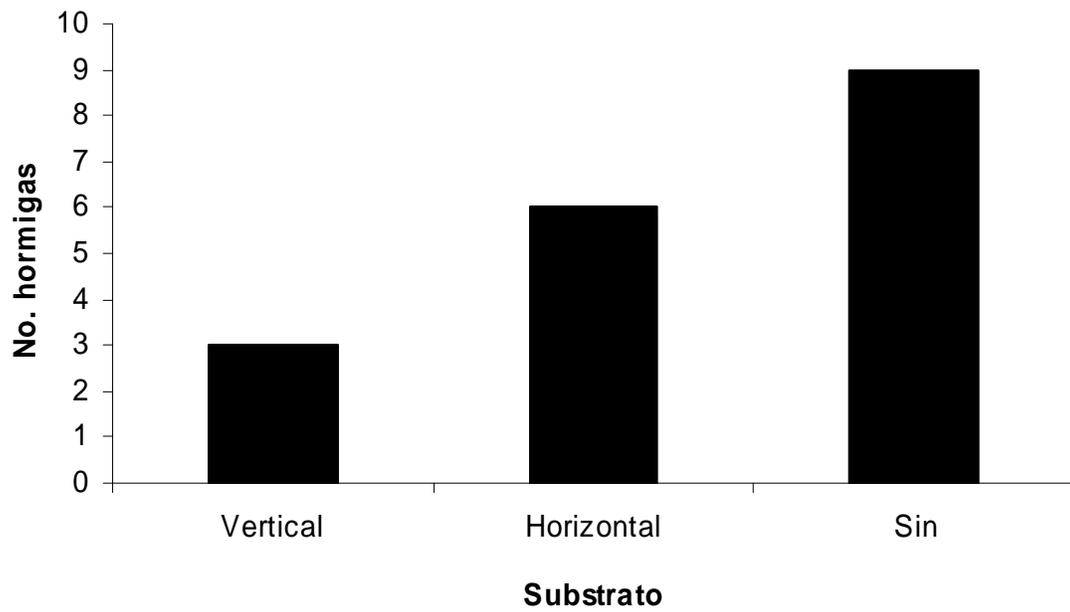


Fig. 1: Preferencia de *Atta colombica* por posición del cebo respecto al suelo, Golfito 2008, Biología de Campo.

Efecto del uso de puentes en los senderos sobre la velocidad de forrajeo de *Atta sp*

Ana Rocío Ramírez-Sánchez

Coordinador: Gilbert Barrantes

Los insectos sociales han desarrollado una gran variedad de mecanismos de comunicación, para atraer a los otros miembros de la colonia a la estación donde el trabajo es requerido. Dentro de estos organismos sociales se encuentran las hormigas, las cuales tienen mecanismos químicos y mecánicos para incrementar la velocidad e intensidad del reclutamiento (Hölldobler y Wilson 1990). Las hormigas poseen dos estrategias de reclutamiento químico básicas, una de ellas es llamada “corriendo en serie”, que consiste en que una hormiga exploradora exuda feromonas para llamar solo a otra hormiga hasta la fuente de alimento, y el forrajeo se da en parejas. La otra estrategia son los “senderos químicos”, en donde el reclutamiento es masivo pues las hormigas exploradoras dejan un rastro de feromonas que indican el camino hasta la fuente (Wilson 1977).

El uso de esta última estrategia de reclutamiento es lo que ha hecho a las hormigas cortadoras de hojas del género *Atta*, una de las plagas más importantes en la agricultura, claro esta, que esto es además de ser unos de los herbívoros más comunes del neotrópico (Howard, 1987). En Costa Rica se encuentran tres especies pertenecientes a este género: *Atta sexdens*, *Atta colombica* y *Atta cephalotes*, las cuales se pueden encontrar en a lo largo de los bosques de menos de 1500 m de altura. Sus grandes hormigueros pueden contener hasta cinco millones de hormigas, que van desde las obreras más pequeñas (2 mm de longitud) hasta los soldados más grandes (20 mm de longitud), pasando por las obreras medianas (10 mm de longitud) que son las más conocidas, pues realizan la mayor parte del forrajeo de la colonia (Rudolph y Loudon 1986).

La actividad de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas involucra viajar al sitio donde se encuentra el recurso, cortar los fragmentos de hoja y transportarlos de vuelta al nido, donde este tejido vegetal es utilizado para cultivar un hongo que les sirve de alimento. En general, la colonia debe suministrar a su jardín de hongos, un balance adecuado de nutrientes y humedad para su buen desarrollo, sin dejar de lado, una selección adecuada de plantas. En estudios anteriores, se ha encontrado que las colonias exhiben una gran diversidad en la selección del recurso, en donde la selección del tipo de hoja utilizada está determinada por diferentes factores, entre estos se encuentran el valor nutricional de la planta, la distancia a la cual se encuentra con respecto a la colonia, la presencia de sustancias tóxicas en las hojas, entre otros (Burd 1996).

Es importante mencionar que el género *Atta* posee uno de los sistemas de senderos más impresionante, por ejemplo, un solo sendero puede exceder 200 m en longitud y 30 cm en ancho. Además, un solo nido puede mantener 3 km de senderos libres de obstáculos por año (Howard 2001 y Wirth *et al.* 2003), lo cual obviamente representa una gran inversión de tiempo y energía para la colonia (Shepherd 1982 y Howard 2001), especialmente en bosques tropicales, dónde los obstáculos (hojas, troncos, basura, etc.) constantemente caen al suelo del bosque. Durante la creación o recorrido de estos senderos se puede observar fácilmente, que cuando las hormigas se encuentran con un palo caído, tronco, raíz u otras estructuras de este tipo, estas

prefieren utilizarlo como parte del sendero, como si fuera un “puente”, en lugar de percibirlo como un obstáculo que hay que limpiar o evitar (Farji-Brener *et al.* 2007). Por este motivo en este trabajo se pretende determinar si el uso de estos puentes naturales como parte de los senderos, confiere alguna ventaja en la velocidad de forrajeo de estas hormigas.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó el día 11 de enero del presente año, entre las 900 y 1400 horas, en la entrada del Refugio de Vida Silvestre de Golfito. En este lugar se identificaron cinco nidos de *Atta sp.*, de los cuales se seleccionaron senderos de forrajeo que presentaran puentes visibles y en áreas accesibles. Para determinar la velocidad que llevaba un individuo, se tomó el tiempo (con un cronómetro) que este tardaba en cruzar una distancia de 30cm, marcada tanto en el puente como en el trillo subsecuente.

Los individuos seleccionados correspondían a obreras, las cuales se escogieron al azar, esto con el fin de comparar las velocidades de aquellos individuos que se encontraban transportando recurso hacia el nido, con las de los individuos que se trasladaban en dirección contraria (hacia el recurso) sin carga. Además, cada individuo fue recolectado para tomar la longitud total de su cuerpo, y a aquellos que llevaban carga, se les tomó una fotografía de la misma, para establecer su área foliar por medio del programa “Image Tools”. Por último, en cada puente analizado se midió el grado de pendiente en que se encontraba con un transportador.

Para el análisis estadístico se utilizó un Chi-cuadrado para comprobar si existían diferencias entre las velocidades de los individuos, cuando cruzaban el puente y el trillo. Así como también se utilizaron regresiones simples y ANDEVAS de mediciones repetidas (esto debido a que la variable dependiente o velocidad en este caso, se midió en más de una ocasión para cada individuo), para determinar si la velocidad de las hormigas en el puente y en el trillo, estaba influenciada por su condición (con carga o sin carga), por el tamaño de las mismas y/o por el tamaño de la carga.

Resultados

En total se observaron 106 hormigas sin carga y 118 hormigas con carga, para un total de 224 hormigas distribuidas en cinco nidos. Con respecto a la velocidad se encontró que las hormigas iban más rápido cuando cruzaban el puente que cuando cruzaban el trillo ($\chi^2 = 80.01$; $gl= 1$; $p < 0.001$; Fig. 1).

En relación a los factores influyentes en la velocidad, se determinó que la condición de la hormiga influyó en su velocidad ($F= 32.95$; $gl= 1, 221$; $p= 0.001$; Fig. 2), siendo las hormigas sin carga las que iban más rápido tanto en el puente como en el trillo. Además se pudo observar que la velocidad de las hormigas tiende a aumentar conforme aumenta su tamaño ($F= 14.84$; $gl= 1, 221$; $p= 0.001$; Figs. 3 y 4), tanto en la sección de puente como en la de trillo.

Por otro lado, el tamaño de las hormigas resultó explicar la variación en el área de las hojas que se transportan en un 8% ($F= 10.93$; $gl= 1$; $p= 0.001$; Fig. 5). Por último, también se pudo observar que la velocidad de las hormigas disminuye conforme aumenta el área de la carga ($F= 3.94$; $gl= 1, 115$; $p= 0.050$), efecto que se determinó solo cuando estas cruzaban el puente (Fig. 6)

Discusión

La estructura del bosque tiene un efecto profundo en los modelos de forrajeo de los organismos. Por ejemplo, en las hormigas del género *Atta* que exploran y llevan los recursos al nido a través de vegetación densa y obstáculos abundantes, su velocidad se ve reducida conforme la distancia tridimensional del sendero aumenta. Como estas hormigas se alimentan exclusivamente del hongo que cultivan a partir del material vegetal dentro de sus nidos, la cantidad de materia vegetal almacenada en el nido es proporcional a la cantidad de alimento. Así, movilizar recurso en una forma más eficiente equivale a un mayor éxito reproductivo para toda a colonia (Farji-Brener y Sierra 1998).

Por este motivo, no es sorpresa ver a las hormigas usar puentes que están relativamente libres de obstáculos, en sus senderos de forrajeo, ya que su velocidad puede aumentar y el costo de energía y el tiempo de forrajeo disminuir (Burd 1996). De esta manera, queda claro que el aumento de la velocidad en los puentes estudiados en comparación con los trillos, es debido a que los puentes son una superficie que tiende a sobresalir de la capa de hojarasca del suelo, o al menos la influencia del sotobosque se ve reducida, esto obviamente disminuye los obstáculos y facilita la locomoción de las hormigas, y por ende su velocidad (Figs. 1 y 2). Además, estos puentes ofrecen un sustrato liso dónde la velocidad de las hormigas al caminar es más rápida, que en la rugosidad de la tierra (Roces y Hölldobler 1994)

Ahora bien, algunos autores han encontrado que las obreras más grandes, poseen cabezas muy grandes y músculos más grandes, que les confieren una gran fuerza en sus mandíbulas y en sus patas, lo que les permite mejorar sus destrezas en el corte de hojas (Wilson 1980). Se podría pensar que es este mismo aumento de masa muscular lo que causa la tendencia del aumento de velocidad de las hormigas conforme aumenta su tamaño, pues esto les da una mayor capacidad de desplazamiento, tanto a las hormigas sin carga como las con carga y tanto en el puente como en el trillo (Fig. 3 y 4).

Como ya se menciona anteriormente, las obreras son las que se encargan de cortar y llevar el material vegetal al nido, por lo que ellas presentan cierto grado de selectividad en cuanto a las hojas que serán utilizadas como fuente de alimento, esta selección esta determinada por factores como el peso de la hoja que cargan y el tipo de hoja que cortan (Nichols-Orians y Schultz 1989). La teoría del forrajeo local predice que las obreras seleccionarán cargas que maximicen la tasa neta de entrada de recurso al nido (Rudolph y Loudon 1986), por lo que estas deben ajustar su forrajeo a las condiciones locales (Shepherd 1985).

Sin embargo, en las hormigas cortadoras de hojas se sabe que el tamaño de la hormiga es lo que determina el tamaño del fragmento de hoja cortado, ya que la hormiga coloca una de sus patas en la orilla de la hoja y corta en forma de arco (Rudolph y Loudon 1986; Wetterer 1991). Por lo tanto, la relación tamaño de la hormiga- tamaño de la hoja cortada, debe ser lineal y positiva, lo que coincide con los resultados encontrados en este estudio (Fig. 5). A pesar de estos resultados concordantes con la literatura, no se puede descartar el hecho de que hay otros factores que afectan el tamaño de la carga transportada, como por ejemplo, la densidad específica de hojas dentro de una misma planta o el hecho de que algunos cortes no son terminados por la hormiga que los inicia, los cuales no fueron tomados en cuenta en este estudio (Wetterer 1994).

Como hemos visto en este y otros trabajos reducir el tiempo absoluto de transporte de un fragmento de hoja es un aspecto importante de la hormiga que forrajea (Rudolph y Loudon 1986; Roces y Hölldobler 1994), y es por esto que las obreras pueden discriminar entre fragmentos de hoja de diferente tamaño, rechazando cargas que aumentan los tiempos de viaje (Fig. 6). Esto es especialmente cierto en especies de *Atta* que tienen sistemas de senderos grandes y complejos, dónde un viaje de forrajeo consume mucho tiempo (Roschard y Roces 2002). Así, la rugosidad de un sendero de forrajeo tiene un efecto importante en la tasa de material transportado al nido, y se concuerda con la teoría de que el caminar a lo largo de ramas caídas reduce muchísimo el tiempo de viaje (sobre todo para hormigas que llevan las cargas grandes).

En fin, se puede concluir que efectivamente la velocidad de forrajeo de las hormigas aumenta en los puentes, lo que se traduce en más alimento, en éxito reproductivo y menos gasto energético, como ya se mencionó. Además, es claro que la velocidad no solo aumenta por el uso de los puentes, sino que otros factores como el tamaño de las hormigas, que influye por el aumento en la masa muscular. Otro factor influyente es el tamaño de la carga que transportan, el cual a su vez es determinado por el mismo tamaño de la hormiga. A pesar de comprobar estos patrones, no se puede descartar que hay muchos más factores que medir (viento, temperatura, etc.) y que podrían estar influyendo en la velocidad. Además, se deberían medir las velocidades de hormigas (bajo las mismas condiciones) que no usen puentes, para poder determinar si los porcentajes que explican las variaciones son bajos o altos.

Agradecimientos

Agradezco a los coordinadores del curso por su guía durante el proceso, tanto el práctico como el teórico. También le doy gracias a todos los integrantes del grupo por su colaboración, aportes y sugerencias. Y por supuesto a mi mamá por su aporte económico.

Bibliografía

- Burd, M. 1996. Foraging performance by *Atta colombica*, a leaf-cutting ant. *American Naturalist* 148(4): 597-612.
- Farji-Brener, A. y C. Sierra. 1998. The role of trunk trails in the scouting activity of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Ecoscience* 5: 271-274.
- Farji-Brener, A., G. Barrantes, O. Laverde, K. Fierro-Calderón, F. Bascopé y A. López. 2007. Fallen branches as part of leaf-cutting ant trails: Their role in resource discovery and leaf transport rates in *Atta cephalotes*. *BIOTROPICA* 39(2): 211–215.
- Hölldobler, B. y E. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Massachusetts. 932 p.
- Howard, J. 1987. Leafcutting Ant Diet Selection: The Role of Nutrients, Water, and Secondary Chemistry. *Ecology* 68(3): 503-515.
- Howard, J. 2001. Costs of trail construction and maintenance in the leafcutting ant *Atta colombica*. *Behavior Ecology Sociobiology* 49: 348-356.
- Nichols-Orians, C. y J. Schultz. 1989. Leaf toughness affects leaf harvesting by leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 21(1): 80-83.
- Roces, F. y B. Hölldobler. 1994. Leaf density and a trade-off between load-size behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia* 97: 1-8.

- Rudolph, S. y C. Loudon. 1986. Load size selection by foraging leaf-cutters ants (*Atta cephalotes*). *Ecological Entomology* 11: 401-410.
- Shepherd, J. 1982. Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Behavior Ecology Sociobiology* 11: 77-84.
- Shepherd, J. 1985. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Biotropica* 17(3): 245-252.
- Wetterer, J. 1991. Allometry and geometry of leaf-cutting in *Atta cephalotes*. *Behavior Ecology Sociobiology* 29: 347-351.
- Wetterer, J. 1994. Forager polymorphism, size-matching, and load delivery in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology* 19: 57-64.
- Wilson, E. 1977. *The Insect Societies*. Harvard University Press Cambridge. 548 p.
- Wilson, E. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). *Behavior Ecology Sociobiology* 14: 55-60.
- Wirth, R., H. Herz, R. Ryel, W. Beyschlag, y B. Hölldobler. 2003. *Herbivory of leaf-cutting ants. A case study on Atta cephalotes in the tropical rainforest of Panama*. Springer Verlag, Berlin, Germany.

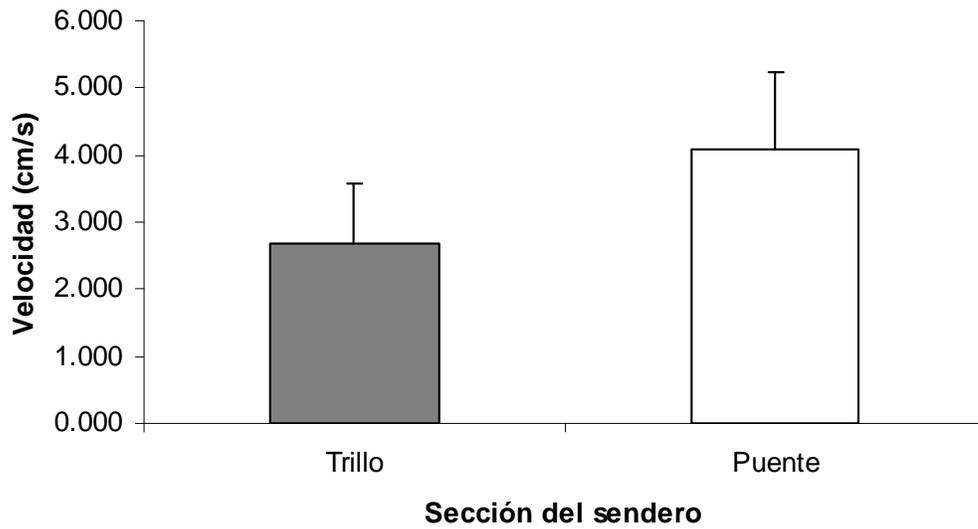


Fig. 1: Velocidades promedio de las hormigas según la sección del sendero, Golfito 2008. (\pm DE).

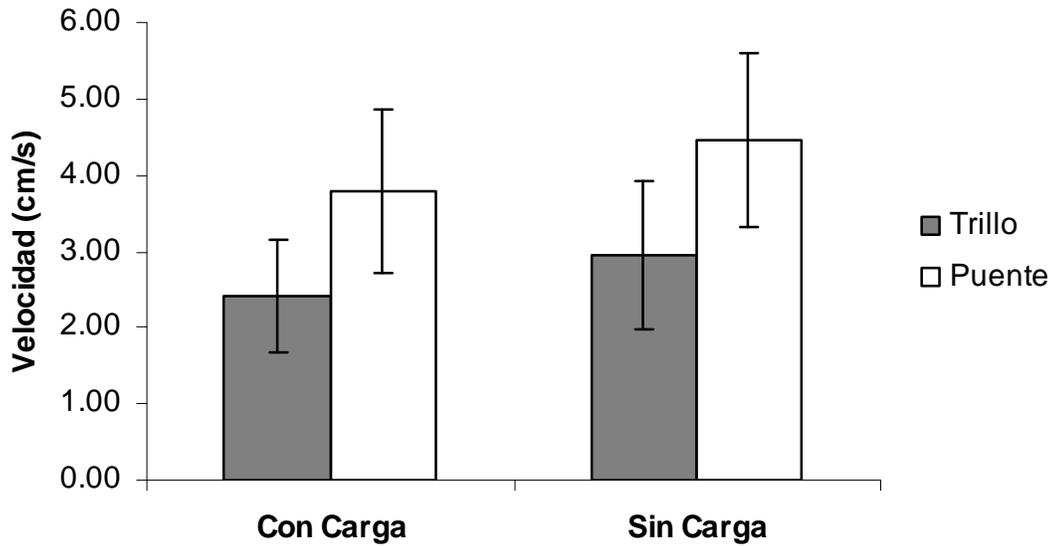


Fig. 2: Velocidades promedio de las hormigas sin carga y con carga, al cruzar el puente y el trillo, Golfito 2008 (\pm DE).

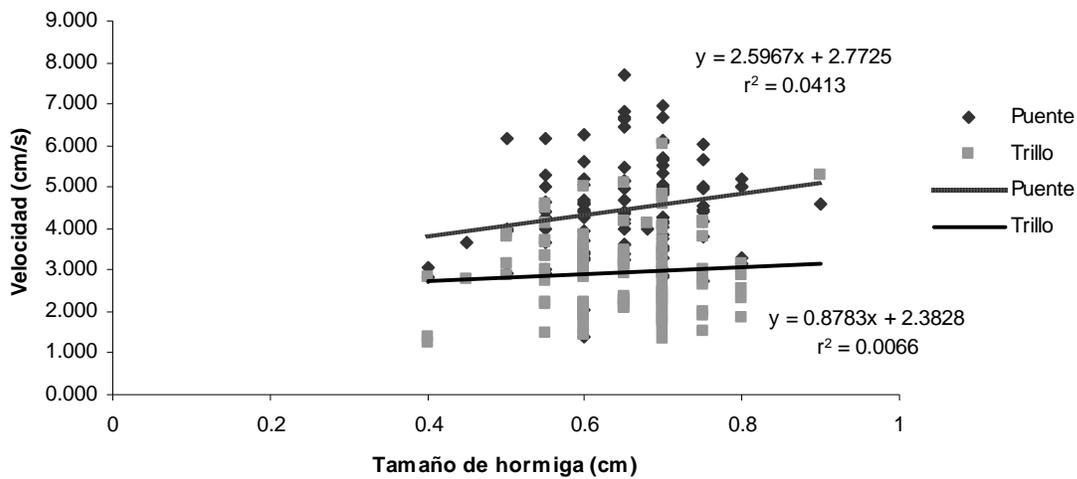


Fig. 3: Efecto del tamaño de las hormigas sin carga sobre su velocidad al cruzar el puente y el trillo, Golfito 2008.

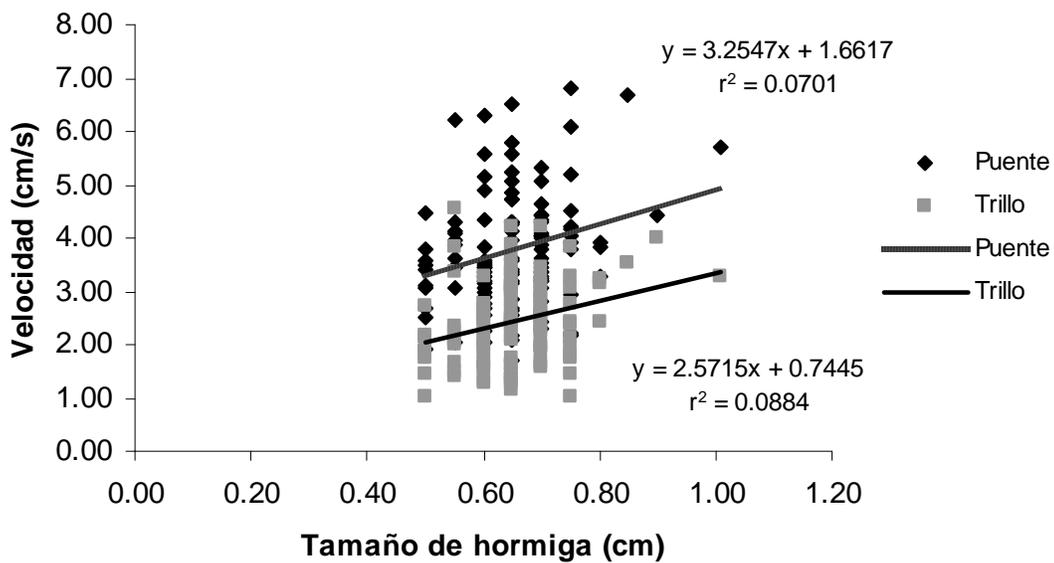


Fig. 4: Influencia del tamaño de las hormigas con carga, en su velocidad al cruzar el puente y el trillo, Golfito 2008.

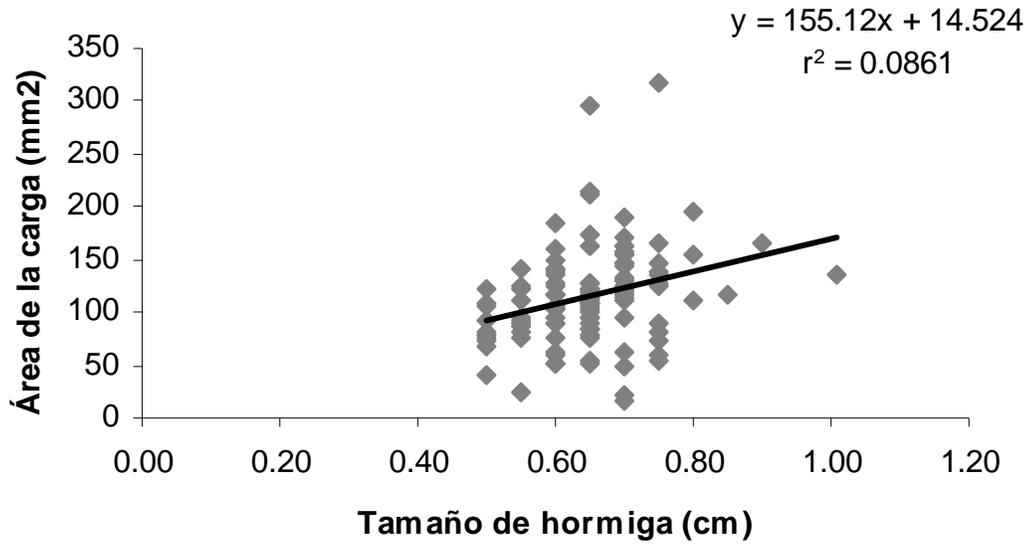


Fig. 5: Efecto del tamaño de las hormigas en el área foliar de su carga, Golfito 2008.

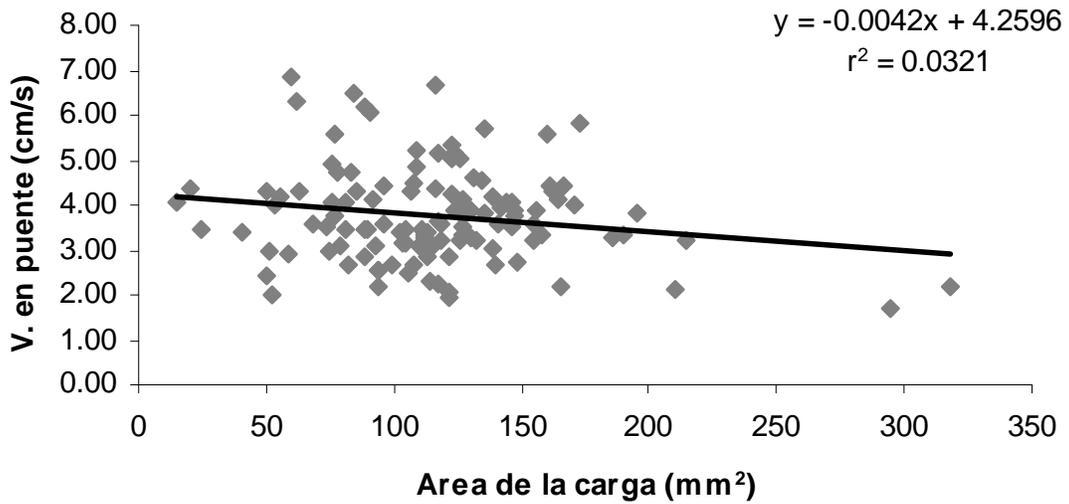


Fig. 6: Influencia del área de la carga en la velocidad de las hormigas, al cruzar el puente, Golfito 2008.

Influencia de la corriente y disponibilidad de alimento en la abundancia de chinches patinadoras (Hemiptera: Gerridae)

Raquel Romero-Chaves

Coordinador: Gilbert Barrantes

Los insectos poseen muchos representantes en tierra y en ambientes acuáticos. Una de las familias más características de insectos semiacuáticos comunes de lagos, ríos y arroyos, es la familia Gerridae (Cheng 1975). Los gérridos, o patinadores, poseen ciertas adaptaciones que les permiten patinar fácilmente sobre el agua, sus patas son muy largas y poseen una franja de vellos largos en la tibia y el primer tarso, siendo esto lo que proporciona la fuerza principal de propulsión al patinar, mientras las piernas posteriores ayudan dirigiendo (Cheng 1975). También poseen otra adaptación, que es una alteración en la posición de su garra tarsal con lo que evitan quebrar la superficie del agua (Bowden 1978); además, claro, de ser soportados por la tensión superficial del agua debido a que tienen un tamaño muy pequeño (Polhemus 1984, Hu *et al.* 2003),

Estos insectos ponen sus huevos en objetos flotantes (hojas u otros) o bajo el agua y todos los estadios ninfales coexisten con los adultos en la superficie (Fairbairn y Brassard 1988), los cuales son muy similares a los adultos en morfología, solo que más pequeños. La mayoría de los adultos no poseen alas (Roff 1990) y si hay algunos que poseen alas, prefieren no usarlas (Sih *et al.* 1990).

Los gérridos son animales depredadores, que se alimentan principalmente de insectos acuáticos que salen del agua, de insectos terrestres atrapados en la superficie o de carroña que se encuentren flotando con la corriente (Moses y Sih 1998, Sih y Krupka 1992). Se sabe que localizan a sus presas por medio de la vista y de las perturbaciones del agua para detectar las presas, así como las arañas usan su tela (Bouchard 2004). El objetivo del presente estudio es determinar si los factores de velocidad de corriente o la disponibilidad de alimento afectan la abundancia de los gérridos a lo largo de una quebrada.

Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo en la Quebrada Cañaza el día 13 de enero del 2008, en Golfito, Puntarenas. En este lugar se tomó una sección de la quebrada donde se pudieran observar fácilmente a los insectos patinadores de la familia Gerridae. Una vez en el sitio, se hizo dos veces un cuadrículado (cuadrículas de 0.5 x 0.5 m) con varillas de metal e hilo de 5 m (a favor de la corriente) x 2.5 m (perpendicular a la corriente) colocado sobre estacas encima del agua, para un total de 100 cuadrículas. Sin embargo por errores en el método de muestreo se perdieron 20 de estas cuadrículas, quedando 80.

Primero se contó el número de individuos por estadio adulto y ninfa. Esto se hizo con los seis integrantes del grupo de forma simultánea en cinco oportunidades. Para analizar estos conteos se utilizaron promedios, por representar pseudoréplicas. Después se midió la velocidad de la corriente para cada una de las cuadrículas con una bolita de estereofón que se soltó a favor de corriente en el medio del lado superior de la cuadrícula que se encuentra contra corriente, y se tomó el tiempo que la bolita duraba en atravesarla. Por último, para cuantificar la cantidad de recurso disponible para estos insectos, se liberaron una a una 30 bolitas de estereofón a una distancia de 2m río

arriba del cuadrículado abarcando todo el ancho del río; registrando por cuales cuadrículas pasaba cada una de estas bolitas.

Para el análisis estadístico se utilizó una correlación canónica, donde se ve integralmente a los adultos y las ninfas (variables independientes) y el efecto que tienen la disponibilidad de alimento y velocidad de la corriente (variables independientes) en ellos.

Resultados

El número total de patinadores fue 368, 273 adultos y 92 ninfas. El promedio de la velocidad del total de cuadrantes fue de 13.1 cm/seg. ($s = 4.6$, 4.2-25.1). En relación a las correlaciones canónicas se encontró que la velocidad de la corriente influye en la abundancia de los individuos (Lambda de Wilks (en adelante Wilks) = 0.900; $F = 4.242$, $gl = 2$, 76; $p = 0.018$). La abundancia de individuos disminuía conforme aumentaba la velocidad de la corriente en la quebrada, tanto para las ninfas ($b = -0.029$; $F = 6.710$, $gl = 1$, 77; $p = 0.011$; Fig. 1), como adultos ($b = -0.049$; $F = 5.439$, $gl = 1$, 77; $p = 0.022$; Fig. 2).

En lo que respecta a la disponibilidad de alimento, este factor afecta significativamente a la cantidad de ninfas y adultos (Wilks = 0.838; $F = 7.329$, $gl = 2$, 76; $p = 0.001$). Visto de manera más simple, en lo referente a las ninfas, la cantidad de individuos era menor a mayor disponibilidad de alimento, por lo que estas no se ven afectadas significativamente por este factor ($b = -0.017$; $F = 1.936$, $gl = 1$, 77; $p = 0.168$; Fig. 3). Caso contrario ocurre para los adultos, donde a más alimento disponible hay muchos más individuos presentes ($b = 0.062$; $F = 7.184$, $gl = 1$, 77; $p = 0.009$; Fig. 4)

Discusión

Los hemípteros acuáticos son insectos que en general viven en remansos de ríos y quebradas; son pocos los que resisten las corrientes rápidas (Roldán 1988), lo cual se aplica por supuesto a la familia Gerridae, donde hay géneros de esta familia que prefieren aguas muy calmadas y cubiertas de vegetación y en otros casos hasta las aguas estancadas (Spence 1981, Springer 2005). Claro ejemplo de esto es lo encontrado en esta investigación, donde a pesar de que las corrientes encontradas no son de velocidades altas, puesto que el río y la época del año en realidad no lo permiten, la mayoría de los individuos encontrados en la quebrada se distribuían en las zonas donde la velocidad de la corriente era más baja (Figs. 1 y 2).

Sin embargo es muy notable también que los adultos se pueden encontrar en corrientes con velocidades mayores al compararlos con la ninfas, y esto se puede deber a las diferencias de comportamiento y de tamaño. En experimentos de comportamiento en laboratorio con la especie *Gerris remigis* se han encontrado diferencias muy significativas entre las tendencias de movimiento de los adultos y ninfas, ya que los adultos se mueven 5 veces más y pueden moverse corriente arriba inclusive contra corrientes fuertes sobre los 15 cm/s, por lo que su distribución en las quebradas es más uniforme (Sih *et al.* 1990). Por otro lado, el hecho que los gérridos adultos puedan alcanzar tamaños de hasta 16mm puede ser un factor que les permita localizarse en zonas de las quebradas en las que la corriente es más rápida (hasta 32 cm/seg), aunque sea solo por un corto periodo de tiempo (Fairbairn y Brassard 1988). Además, Sih y colaboradores (1990) comprobaron que hay adultos que prefieren las corrientes altas y que se mueven activamente corriente arriba para evitar la deriva (o un movimiento corriente abajo), lo cual no fue observado en juveniles, por lo que se cree que evitan las corrientes rápidas para evitar ser llevados corriente abajo.

Por otra parte, la abundancia de adultos y juveniles no fue similar respecto la disponibilidad de alimento, ya que conforme había más flujo de bolitas de estereofón (“alimento”) había más adultos y menos ninfas presentes (Figs. 3 y 4). Según Blanckenhorn (1991), las diferencias en el desempeño a la hora de forrajear (tomado por periodos largos de tiempo) se traducen en diferencias en el éxito reproductivo de los individuos. Él realizó experimentos en laboratorio con hembras de *G. remigis*, y demostró que por sobre todo, los individuos detectaban y preferían forrajear en los parches más ricos, lo que incrementaba directamente su éxito de forrajeo y su fecundidad en término de mayores tasas de ovoposición. Además de esto, lograron probar que había rangos de dominancia a la hora de forrajear, y que dependiendo de cual era éste, así aumentaba de manera similar a la anterior su éxito reproductivo, por lo que los individuos se distribuyen en la corriente de acuerdo a su tamaño con los más pequeños en las aguas de poco o nada de movimiento.

En otro estudio similar se llegaron a las mismas conclusiones, pero tomando en cuenta también a los machos de esta especie para el experimento; además de aclarar que estos parches más ricos, son los que generalmente poseen las velocidades más altas (Rubenstein 1984). Es así como se puede deducir que definitivamente los adultos prefieren estar en lugares donde hay mas alimento y que por posibles rangos de posición, las ninfas queden relegadas a las zonas de las quebradas donde no hay tanta disponibilidad de recursos (aparte del efecto de la velocidad de corriente), al igual que algunos de los adultos. Es importante aclarar que en lo que respecta al flujo de partículas de alimento, probablemente éste depende más de la estructura de la quebrada que de la velocidad de la corriente.

Como conclusión, se puede observar que definitivamente la distribución espacial y abundancia de los individuos depende de la velocidad de la corriente, y que en general prefieren los lugares donde esta es baja. Además de esto, el factor alimentación influye mucho mas en lo que es la abundancia de los adultos que en la de las ninfas, debido a que entre mejor sea la alimentación, ésta se traduce en un mayor éxito reproductivo y por lo tanto mayor número de descendientes. Es importante recordar, que a pesar de que estos fueron los factores que se estudiaron para observar la distribución de los gérridos, no deben ser los únicos que influyen, y que en próximos trabajos se puede incluir otras variables como la exposición a depredadores.

Bibliografía

- Blanckenhorn, W. V. 1991. Fitness consequences of foraging success in water striders (*Gerris remigis*; Heteroptera: Gerridae). *Behavioral Ecology* 2: 46-55.
- Bouchard, R. W. Jr. 2004. Guide to aquatic macroinvertebrates of the Upper Midwest. Water Resources Center, University of Minnesota, St. Paul, MN. 208 pp.
- Bowden, E. 1978. Walking and rowing in the water strider *Gerris remigis*. I. A cinematographic analysis of walking. *Journal of Comparative Physiology* 123: 43-49.
- Cheng, L. 1975. Insecta Hemiptera: Heteroptera, Gerridae, Genus *Halobates*. Fiches d'identification. *Zooplankton* 147. 4 pp.
- Fairbairn, D. J. y J. Brassard. 1988. Dispersion and spatial orientation of *Gerris remigis* in response to water current: comparison of pre- and post-diapause adults. *Physiological Entomology* 12: 153-164.

- Hu, D., B. Chan y J. Bush. 2003. The hydrodynamics of water strider locomotion. *Nature* 424: 663-666
- Moses, J. L. y Sih, A. 1998. Effects of predation risk and food availability on the activity, habitat use, feeding behavior and mating behavior of a pond water strider, *Gerris marginatus* (Hemiptera). *Ethology* 104: 661-669.
- Polhemus, J. T. 1984. Aquatic and Semi-aquatic Hemiptera. *In*: Merritt, R.W. y K.W. Cummins (eds). An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company, U.S.A. 722p.
- Roff, D. 1990. The evolution of flightlessness in insects. *Ecological Monographs* 60(4): 389-421
- Roldán, R. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos de Antioquia. Editorial Presencia. Bogotá. 217 p.
- Rubenstein, D. I. 1984. Resource Acquisition and Alternative Mating Strategies in Water Striders. *American Zoologist* 24(2): 345-353
- Sih, A. y J. J. Kruppa, 1992. Predation risk, food deprivation and non-random mating by size in the stream strider, *Aquarius remigis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21: 51-56.
- Sih, A., J. J. Kruppa y S. E. Travers. 1990. An experimental study on the effects of predation risk, and feeding regime on the mating behavior of the water strider, *Gerris remigis*. *American Naturalist* 135: 284-290.
- Spence, J. R. 1981. Experimental Analysis of Microhabitat Selection in Water-Striders (Heteroptera:Gerridae). *Ecology* 62 (6): 1505-1514.
- Springer, M. 2005. Diversidad, ecología e importancia de los insectos acuáticos. *In*: Lobo, J. y F. Bolaños (eds). Historia natural de Golfito, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, Heredia Costa Rica, 264p.

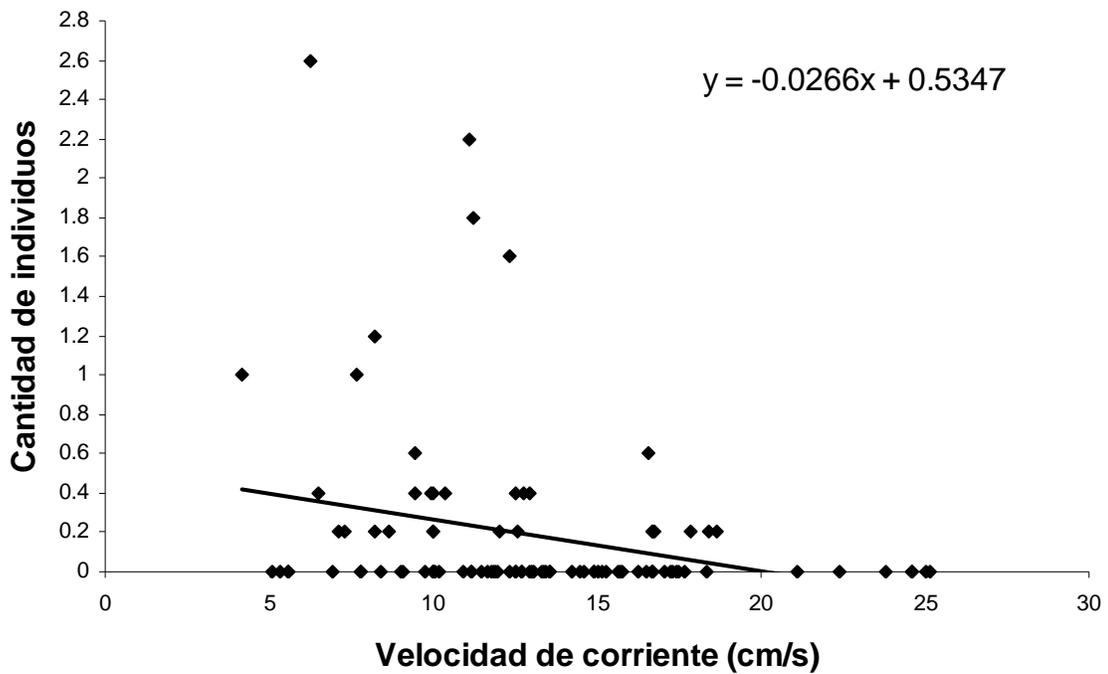


Fig. 1: Relación entre la velocidad de la corriente y el promedio de individuos en estadio de ninfa encontrados en el lugar. Golfito 2008.

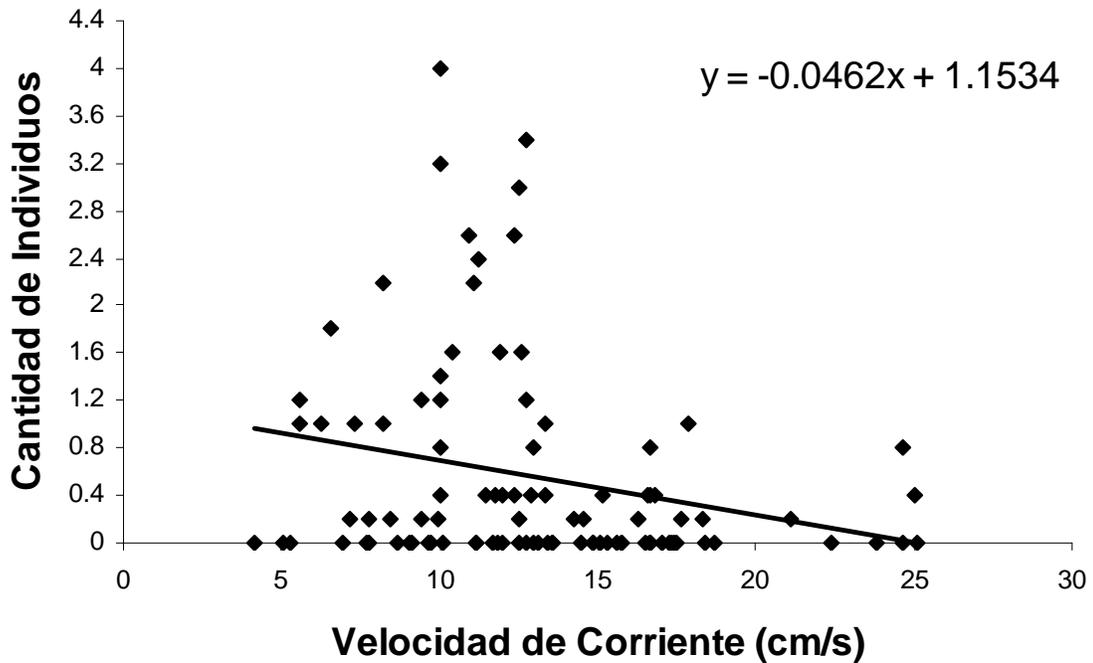


Fig. 2: Relación entre la velocidad de la corriente y el promedio de individuos adultos encontrados en el lugar. Golfito 2008.

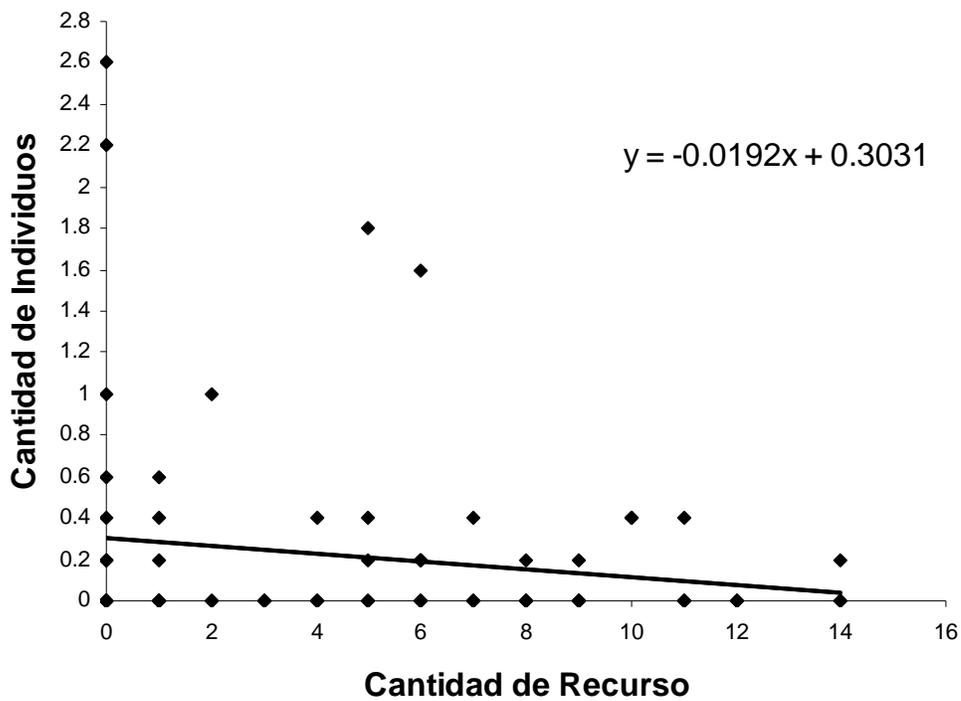


Fig. 3: Relación entre la disponibilidad de alimento y el promedio de ninfas encontradas en el lugar. Golfito 2008.

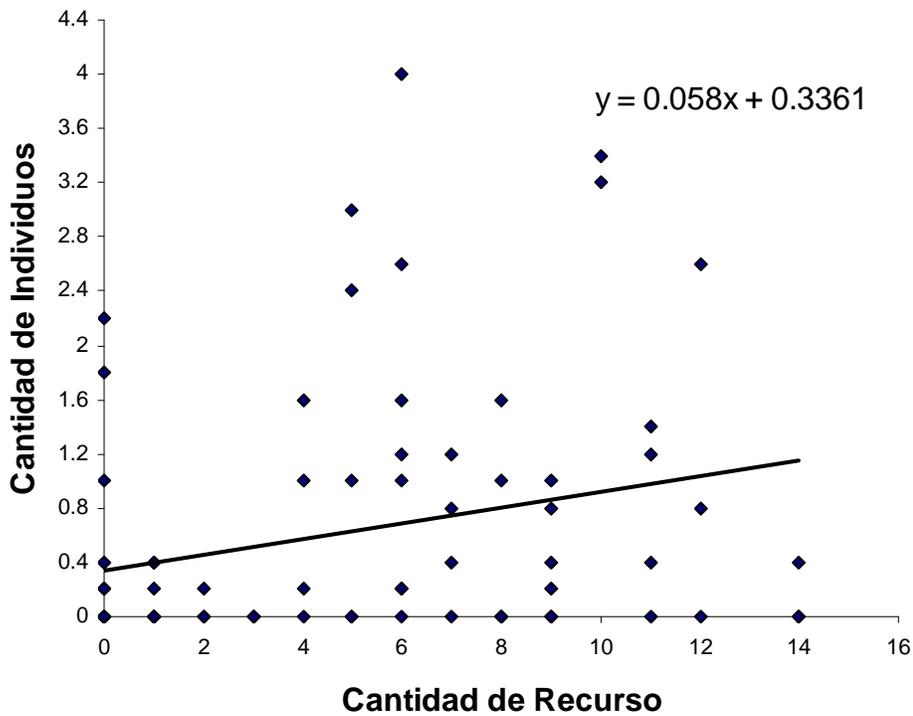


Fig. 4: Relación entre la disponibilidad de alimento y el promedio de individuos adultos encontrados en el lugar. Golfito 2008.

Diversidad de la herpetofauna según la disponibilidad de agua

Gisella Fernández

Coordinador: Federico Bolaños

Una comunidad biótica es un ensamble de organismos en todos los niveles tróficos, que viven juntos e interactúan entre sí (Heatwole 1982). Es importante determinar la estructura y las interacciones entre los miembros de las comunidades ya que éstos son la base para el conocimiento de la distribución de las especies en el hábitat. Algunas diferencias mínimas en hábitat pueden afectar las densidades de estas especies (Dehling 2005). Por ejemplo, el número de especies de anfibios y reptiles en una comunidad depende de factores tales como la altura, el clima y la localidad geográfica, entre otros (Heatwole 1982). Pueden existir uno o varios centros de actividad de anfibios donde se encuentren las necesidades de la mayoría de los animales. Estos centros se pueden localizar en o cerca de fuentes ricas en alimento, refugio o locaciones favorables para cría. Pocos vertebrados son tan dependientes de la humedad del ambiente como los anfibios (Stebbins y Cohen 1995). La mayoría de anuros presentan un patrón de actividad estacional correlacionado con la lluvia (Savage 2002). Los cambios estacionales en disponibilidad de agua o temperatura pueden determinar los hábitats utilizables por las especies, tanto en ciertos momentos del día como del año (Barquero 2003) En Panamá, Toft y colaboradores (1990) observaron una mayor abundancia de especies de ranas de mantillo cerca de fuentes de agua durante la estación seca y en diferentes zonas de ese país. Argumentan que en la época lluviosa, al haber mayor humedad, las especies se dispersan y su observación es más difícil (Hilje 2001).

Golfito tiene gran diversidad de herpetofauna. Está representada por tres especies de salamandras de la familia Plethodontidae (orden Caudata); cinco familias de ranas con 40 especies (Bolaños 2005a). De reptiles, hay 11 familias de lagartijas, con alrededor de 30 especies y casi 40 especies de serpientes pertenecientes a cinco de las nueve familias que hay en Costa Rica, de las cuales sólo siete son venenosas (Bolaños 2005b).

El objetivo de este trabajo es conocer si la diversidad de especies de herpetofauna varía con respecto a la disponibilidad del agua al inicio de la época seca en la Reserva Nacional de Vida Silvestre Golfito. Además, comparar los resultados obtenidos entre cuatro años de muestreo realizados en los cursos de Biología de Campo.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó los días 15 y 16 de enero del 2008, en el Refugio de Vida Silvestre Golfito (8° 39' N, 83° 9' O), Puntarenas. La zona presenta una alta humedad; la precipitación anual oscila entre los 4.500 mm en la parte exterior de la bahía y los 5.000-5.500mm en la parte interior de la misma y posee una temperatura promedio anual de 26° Celsius (Maldonado 2005). En la zona se produce una breve estación seca durante los meses de diciembre a marzo (Lobo y Bolaños 2005).

Se realizaron dos transectos: uno paralelo a la quebrada del Naranjal, cuyo cauce presentaba agua, y el otro subiendo la Fila El Naranjal. La Fila del Naranjal consiste en un bosque maduro con árboles grandes con el suelo cubierto de mantillo.

Cada transecto midió aproximadamente 150 m y estaba dividido en parcelas de 10 m de largo por 4 m de ancho.

En cada sitio, se recolectó toda la herpetofauna que se encontró al remover el sustrato con un palo. A cada individuo se le tomaron los datos de especie, sexo y longitud de hocico-ano y fueron liberados inmediatamente. Esta información se comparó con los datos obtenidos en muestreos similares que se llevaron a cabo en años anteriores en el Curso de Biología de Campo (Hilje 2001, Barquero 2003 y Dehling 2005).

Se realizaron, además, varios análisis de varianza (ANDEVA) para comparar tanto la abundancia como la riqueza de la herpetofauna total durante los años y por sitio y se realizaron los mismos estudios para las 3 especies más abundantes. Además, se hicieron pruebas a posteriori (comparación múltiple Tukey) para conocer las variables que difieren.

Resultados

Se obtuvo un total de 13 especies y 87 individuos en ambos lugares. Para bosque se encontraron 7 especies y 49 individuos y en quebrada con agua 9 especies con 38 individuos. En los cuatro años que se han realizado muestreos, se han encontrado un total de 24 especies y 632 individuos, de los cuales 233 estaban en el bosque, 210 en la quebrada con agua y 189 en la quebrada sin agua. En general, las especies más abundantes son *C. stejnegerianus*, *C. fitzingeri* y *N. polylepis*. Estas tres especies representan el 82% de los individuos muestreados (516 individuos). *C. fitzingeri* no se encontró en bosque y fue mucho más abundante en años anteriores que en este muestreo (Cuadro 1).

En cuanto al número de individuos por cuadrícula ($F=1.281$, $gl=3/241$, $p=0.282$, Fig. 1), no existen diferencias entre los años de muestreo, pero sí existen variaciones entre los sitios de muestreo ($F=8.963$, $gl=2/241$, $p<0.001$, Fig. 2); el bosque presentó mayor abundancia de individuos que la quebrada con agua (tukey= -1.157, $p=0.001$), mientras que la quebrada con agua presentó menor abundancia que la quebrada sin agua (tukey= 1.116, $p=0.003$). A nivel de especie se encontraron diferencias entre los años ($F=3.944$, $gl=3/241$, $p=0.009$, Fig. 3), ya que el 2008 tuvo una mayor riqueza de especies que el 2003 (tukey= 0.672, $p=0.008$), así como entre sitios ($F=4.923$, $gl=2/241$, $p=0.008$, Fig. 4), porque el bosque tuvo mayor riqueza que la quebrada con agua (tukey = -0.438, $p=0.009$).

En el caso de las especies más abundantes, al realizar las mismas comparaciones, vemos que en el caso de *C. stejnegerianus* no hay diferencias entre los muestreos por años ($F=2.384$, $gl=3/241$, $p=0.07$, Fig. 5), pero sí las hay en cuanto al sitio ($F=19.539$, $gl=2/241$, $p<0.001$, Fig. 6). El bosque presentó mayor abundancia que la quebrada con agua (tukey= -0.945, $p<0.001$) y la quebrada con agua fue menos abundante que la quebrada sin agua (tukey= 1.566, $p<0.001$). Para *N. polylepis*, hay diferencia tanto a nivel de años ($F=7.899$, $gl=3/241$, $p<0.001$, Fig. 7) como de sitio ($F=12.360$, $gl=2/241$, $p<0.001$, Fig. 8). Esta especie se encontró en menor cantidad en el 2001, si se compara con el 2005 (tukey= 0.383, $p=0.006$) y el 2008 (tukey= 0.609, $p<0.001$). También se encontró en menor cantidad en el 2003 al comparar los resultados con el 2005 (tukey= 0.274, $p=0.046$) y 2008 (tukey= 0.500, $p=0.003$). Al comparar los sitios, se encontró mayor cantidad de individuos en el bosque que en la quebrada con agua (tukey= -0.495, $p<0.001$) y sin agua (tukey= -0.341, $p=0.010$).

C. fitzingeri tuvo variaciones en el número de individuos a través de los años ($F=46.581$, $gl=3/168$, $p<0.001$, Fig. 9). El año 2001 presentó una mayor abundancia que los años 2003 (tukey= -1.444 , $p<0.001$), 2005 (tukey= -1.670 , $p<0.001$) y 2008 (tukey= -1.632 , $p<0.001$). Al comparar los dos sitios en los que se encontraron individuos de esta especie, se observó que habían más individuos en la quebrada con agua que en la quebrada sin agua ($F=11.003$, $gl=1/168$, $p=0.001$, Fig. 10).

Discusión

La mayoría de la fauna de anfibios neotropicales exhibe una alta riqueza de especies con unas pocas especies abundantes y muchas especies poco comunes (Donnelly 1994). En nuestro caso, se encontraron *C. stejnegerianus*, *C. fitzingeri* y *N. polylepis* representando el 82 % del total de individuos. *C. stejnegerianus* es una especie insectívora, abundante en el mantillo y forma agregaciones a lo largo de las quebradas en la época seca (McDiarmid y Savage 2005). Esto se confirma en nuestro muestreo, ya que *C. stejnegerianus* fue la más abundante en todos los años y en todos los sitios (Barquero 2003). *C. fitzingeri* fue más abundante en los muestreos anteriores, y no se encontró en el bosque. Esta especie es insectívora, y se encuentra comúnmente a lo largo de quebradas, caminos o bordes del bosque (McDiarmid y Savage 2005). Por su parte, *N. polylepis* es, probablemente, la lagartija más abundante en los bosques de la Península de Osa (McDiarmid y Savage 2005). Sólo 4 especies de culebras fueron capturadas en este estudio. Es muy probable que la población de culebras esté infra-representada por el procedimiento del muestreo. Las culebras pueden detectar vibraciones en el suelo y huir, razón por la cual no se encontraban en las cuadrículas (Heinen 1992).

La disponibilidad de agua afecta sustancialmente la diversidad y abundancia durante la época seca. Esto permite patrones de distribución agrupados de las especies, de acuerdo con sus necesidades intrínsecas de este recurso (Barquero 2003). Otros factores físicos han sido implicados como influencias en la densidad, la diversidad y/o la biomasa en las comunidades. Las áreas húmedas y planas tienen mayores densidades de herpetofauna. La profundidad del mantillo se correlaciona de manera positiva con la riqueza de especies. La densidad de herpetofauna disminuye con la elevación. Además, se han encontrado cambios temporales en la diversidad y la abundancia de la herpetofauna, tanto en los patrones diarios como en los estacionales (Heinen 1992). Esto se debe a que la lluvia, la profundidad del mantillo, el volumen del mantillo, la humedad, la cobertura de hierbas y la abundancia de artrópodos son estacionales (Lieberman 1986). Además, los ciclos en el cambio de la profundidad del mantillo pueden afectar la calidad del refugio, del nido, o alterar el número de parásitos presentes (Donnelly 1994).

Se podría decir que la disponibilidad de agua está relacionado de manera indirecta con varios de estos factores, debido a que los cambios en la temperatura y la humedad pueden influir en las condiciones del mantillo (McDiarmid y Savage 2005). Aun así, resulta difícil explicar de manera consistente la diversidad de herpetofauna y los patrones de su abundancia mediante un solo factor como la disponibilidad de agua (Barquero 2003).

No se encontraron diferencias en la abundancia entre años. Aunque los patrones estacionales en los cambios de clima, la estructura del bosque, y la disponibilidad de alimento afectan los ciclos en la abundancia de la herpetofauna (Donnelly 1994), los muestreos realizados en los diferentes años se han efectuado relativamente en la misma época. Muchas poblaciones permanecen muy estables en

cuanto a su tamaño y se les presume cercanas a una capacidad de soporte que está determinada por los factores dependientes de la densidad, como lo es la disponibilidad de alimento (Campbell *et al.* 2001). Al realizar comparaciones entre los sitios, se observó que la distribución de la herpetofauna puede variar mucho. No se espera que sea un patrón homogéneo entre los sitios (Fauth *et al.* 1989). El bosque es más abundante en herpetofauna que la quebrada con agua, al igual que la quebrada sin agua es más abundante que la quebrada con agua. Por observaciones, podemos asumir que entre estos sitios hay diferencias tanto de disponibilidad de agua como profundidad del mantillo (Fauth *et al.* 1989).

Si comparamos la riqueza de especies en los distintos años, el 2003 difirió del 2008. Según Barquero (2003), el 2003 fue un año seco en comparación a otros años muestreados. Las condiciones de sequedad aparentemente fueron más severas. Las diferencias pueden estar relacionadas directamente con la cantidad de agua disponible (lluvia y habitats). Aunque faltan los datos meteorológicos exactos para confirmar estas suposiciones (Dehling 2005), sabemos que no todas las especies están respondiendo de la misma manera a las condiciones de sequedad (Pough *et al.* 2001). Muchas especies de bosque no pueden sobrevivir largos periodos de sequía, por lo que las diferencias en la cantidad de lluvia y sus patrones estacionales seguramente son los responsables de las diferencias en la diversidad de anuros (McDiarmid y Savage 2005).

Las diferencias en la riqueza de especies entre los sitios se observaron entre el bosque y la quebrada con agua. La alta especificidad de hábitat hace que muchas especies de áreas boscosas sean abundantes localmente en áreas con alta cobertura vegetal (dosel y sotobosque), alta profundidad de hojarasca, alta humedad y temperaturas estables (Urbina y Londoño 2003). Además, los niveles altos de luz relativa pueden someter a ciertas especies a estrés de calor por lo que éstas no se encontraran en sitios con mucha radiación o poca cobertura de dosel (Heinen 1992). Aunque estas variables no fueron estudiadas, si pueden estar influenciando los resultados. Las Especies de las que se encontraron pocos individuos, como *P. ridens* y *O. granuliferus*, parecen preferir lugares con una mayor disponibilidad de agua. Mientras que especies abundantes, específicamente *C. stejnegerianus*, requieren de sitios menos húmedos (Barquero 2003).

En conclusión, se encontraron diferencias en la abundancia y riqueza de la herpetofauna presente. Se recomienda realizar monitoreos nocturnos, en otras estaciones y a largo plazo para entender las tendencias en la abundancia y su distribución (Heinen 1992) y comprobar *in situ* si la diversidad de la herpetofauna se debe a la disponibilidad de agua solamente, o a la sumatoria de otros factores, como la profundidad del mantillo, la abundancia de artrópodos, etc. Para la continuación de esta investigación, es necesario la estandarización del tamaño de cuadrícula, el transecto, y el sitio, así como la cantidad de personas muestreando para que los datos sean mas confiables.

Bibliografía

- Barquero, M. 2003. Diversidad y abundancia de la herpetofauna en sitios con distinta disponibilidad de agua. En Bolaños, F.(ed.). Curso Biología de Campo 2003. Escuela de Biología.Universidad de Costa Rica. pp. 9-13
- Bolaños, F. 2005a. Los anfibios de Golfito. En: Lobo, J y F. Bolaños (eds). Historia natural de Golfito – Costa Rica. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: INBio, 264 p

- Bolaños, F. 2005b. Los reptiles de Golfito. En: Lobo, J y F. Bolaños (eds). Historia natural de Golfito – Costa Rica. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: INBio, 264 p
- Campbell, N., L. Mitchell y J. Reece. 2001. Biología: conceptos y relaciones. 3ed, Pearson Educación, México. 896 p.
- Dehling, M. 2005. Abundancia de Anfibios y Reptiles en relación a la disponibilidad de agua. En: Bolaños, F. (ed.). Curso de Biología de Campo 2005. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. pp. 39-44.
- Donnelly, M. 1994. Amphibian diversity and Natural History. En: McDade, L., K. Bawa, H. Hespenheide; y G. Hartshorn (eds.). La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. Chicago: University of Chicago Press.
- Fauth, J.E., C.I. Crother y J.B. Slowinski. 1989. Elevational patterns of species richness, evenness, and abundance of the Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Biotropica* 21(2): 178-185.
- Heatwole, H. 1982. A Review of structuring in herpetofaunal assemblages. *In*: Scott, N. J. (Ed.) Herpetological Communities. U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service. Washington D.C. 239 p.
- Heinen, J. 1992. Comparisons of the Leaf Litter Herpetofauna in Abandoned Cacao Plantations and Primary Rain Forest in Costa Rica: Some Implications for Faunal Restoration. *Biotropica* 24(3): 431-439.
- Hilje, B. 2001. Efecto de la disponibilidad de agua sobre la diversidad de la herpetofauna. En: Bolaños, F.(ed.). Curso de Biología de Campo 2001. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. pp. 63-66
- Lieberman, S. 1986. Ecology of the Leaf Litter Herpetofauna of a Neotropical Rain Forest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zoológica México* (ns) 15: 1-72.
- Lobo, J y F. Bolaños. 2005. Introducción. En: Lobo, J y F. Bolaños (eds). Historia natural de Golfito – Costa Rica. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: INBio, 264 p
- Maldonado, T. 2005. Características geográficas de la región de Golfito. En: Lobo, J y F. Bolaños (eds). Historia natural de Golfito – Costa Rica. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: INBio, 264 p
- McDiarmid, R. y J. Savage. 2005. The herpetofauna of the Rincón area, Península de Osa, Costa Rica, a Central American lowland evergreen forest site. En: Donnelly, M.; B. Crother, C. Guyer, M. Wake, M. White (eds.). Ecology and evolution in the tropics: a herpetological perspective. Editorial Chicago, University of Chicago Press, US. p. 366-427
- Pough, F.H., R.M. Andrews, J.E. Cadle, M.L. Crump, A.H. Savitzky y K.D. Wells. 2001. Herpetology. 2a ed. Prentice Hall, New Jersey, EE UU. 614 p.
- Savage, J.M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between two continents, between two seas. The University of Chicago Press.
- Stebbins, R. y Cohen, N. 1995. A natural history of amphibians. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 332 p
- Toft, C.A., A.S. Rand y M. Clark. 1990. Dinámica de población y reclutamiento estacional de *Bufo typhonius* y *Colostethus nubicola* (Anura). En: Leigh, E.G., A.S. Rand y D.H. Windsor. Ecología de un Bosque Tropical. Ciclos Estacionales

y cambios a largo plazo. Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá. 546 p.

Urbina, J. Y M. Londoño. 2003. Distribución de la Comunidad de Herpetofauna Asociada a Cuatro Áreas con Diferente Grado de Perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico Colombiano. Revista Académica Colombiana Ciencias 27(102):105-114.

Cuadro 1. Abundancia de herpetofauna presentes en El Naranjal para los cuatro años muestreados.

Especie	2001			2003			2005			2008		TOTAL
	Bosque	Quebrada Con Agua	Sin Agua	Bosque	Quebrada Con Agua	Sin Agua	Bosque	Quebrada Con Agua	Sin Agua	Bosque	Quebrada Con Agua	
Amphibia												
Brachycephalidae												
<i>Craugastor crassidigitus</i>	9	1					1			1		12
<i>Craugastor fitzingeri</i>		57	10		14	5		1	1		4	92
<i>Craugastor stejnegerianus</i>	50	3	7	29	25	78	14	21	48	26	18	319
<i>Pristimantis ridens</i>	5				1		4			2	1	13
<i>Pristimantis vocator</i>										1		1
Bufoidea												
<i>Ollotis aucoinae</i>					1	1						2
Centrolenidae												
<i>Centrolene prosoblepon</i>											1	1
Dendrobatidae												
<i>Oophaga granuliferus</i>					1			3				4
Hylidae												
<i>Smilisca sordida</i>						1						1
Leiuperidae												
<i>Engystomops pustulosus</i>							2		2	1		5
Plethodontidae												
<i>Bolitoglossa lignicolor</i>											1	1

Especie	2001			2003			2005			2008		TOTAL
	Bosque	Quebrada Con Agua	Sin Agua	Bosque	Quebrada Con Agua	Sin Agua	Bosque	Quebrada Con Agua	Sin Agua	Bosque	Quebrada Con Agua	
Reptilia												
Corytophanidae												
Basiliscus basiliscus					1						1	2
Gekkonidae												
Lepidoblepharis xanthostigma		1	1								1	3
Gymnophthalmidae												
Leposoma southi						1		1				2
Polychrotidae												
Norops aquaticus		1										1
Norops capito						1	1		1			3
Norops limifrons	2						1			2		5
Norops polylepis	8		4	9	8	9	22	8	11	16	10	105
Scincidae												
Sphenomorphus cherriei	2			1			2		1			6
Teiidae												
Ameiva festiva		3	2		3	1		15	4			28
Colubridae												
Coniophanes fissidens				1							1	2
Elapidae												
Micrurus sp							1					1
Viperidae												
Bothrops asper					3							3
Porthidium porrasi							2					2
TOTAL	76	66	24	40	57	97	50	49	68	49	38	614

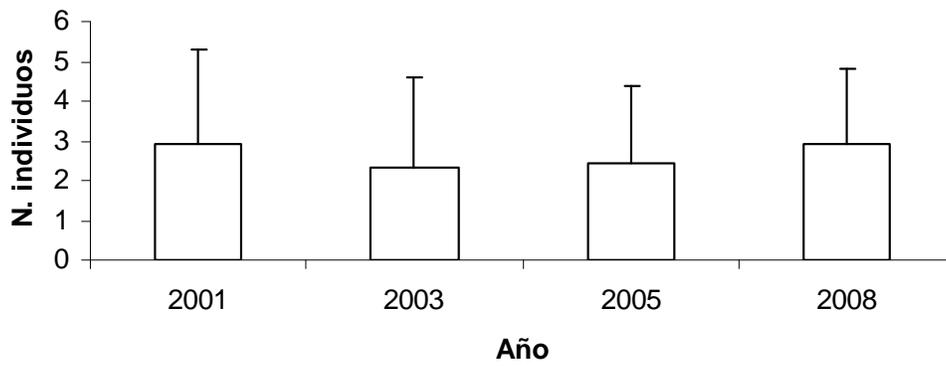


Fig. 1: Promedio del número de individuos (con su desviación estándar) por cuadrícula para cada año de muestreo, en 3 sitios con diferente disponibilidad de agua en El Naranjal, a lo largo de 4 años.

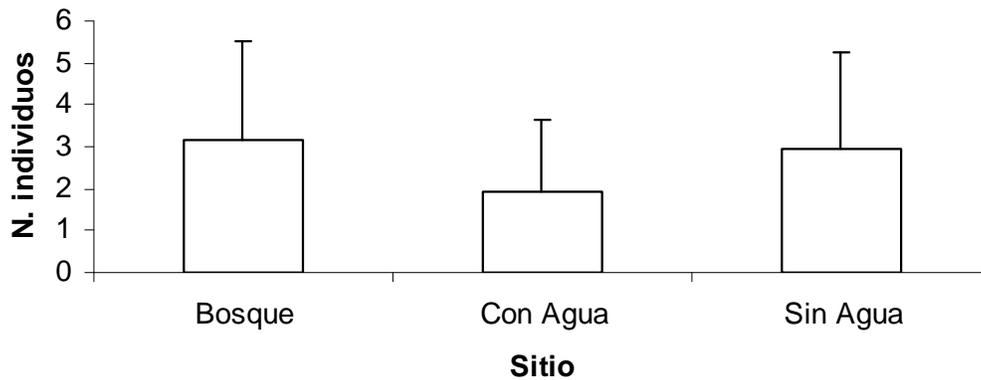


Fig. 2: Promedio del número de individuos (con su desviación estándar) por cuadrícula para cada sitio de muestreo, en 3 sitios con diferente disponibilidad de agua en El Naranjal, a lo largo de 4 años.

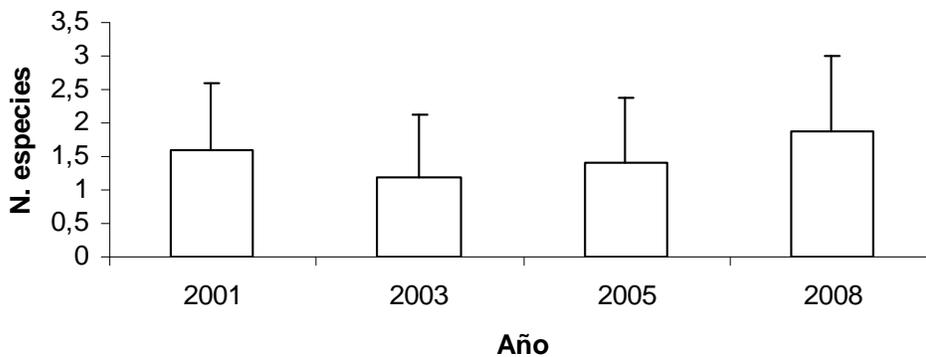


Fig. 3: Promedio del número de especies (con su desviación estándar) por cuadrícula, para cada año de muestreo, en 3 sitios con diferente disponibilidad de agua en El Naranjal, a lo largo de 4 años.

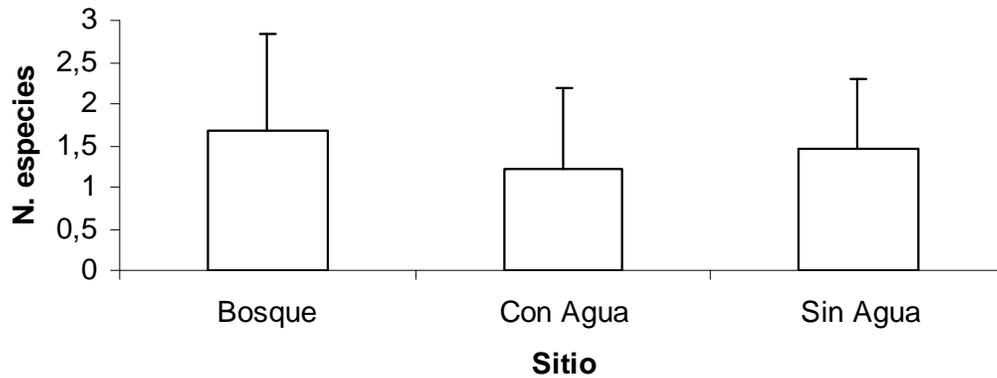


Fig. 4: Promedio del número de especies (con su desviación estándar) por cuadrícula, para cada sitio de muestreo, en 3 sitios con diferente disponibilidad de agua en El Naranjal, a lo largo de 4 años.

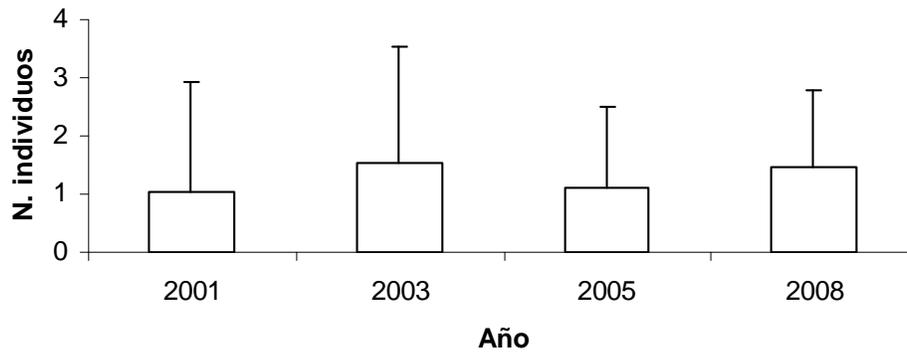


Fig. 5: Promedio del número de individuos de *C. stejnegerianus* (con su desviación estándar) por cuadrícula, para cada año de muestreo, en 3 sitios con diferente disponibilidad en agua en El Naranjal, a lo largo de 4 años.

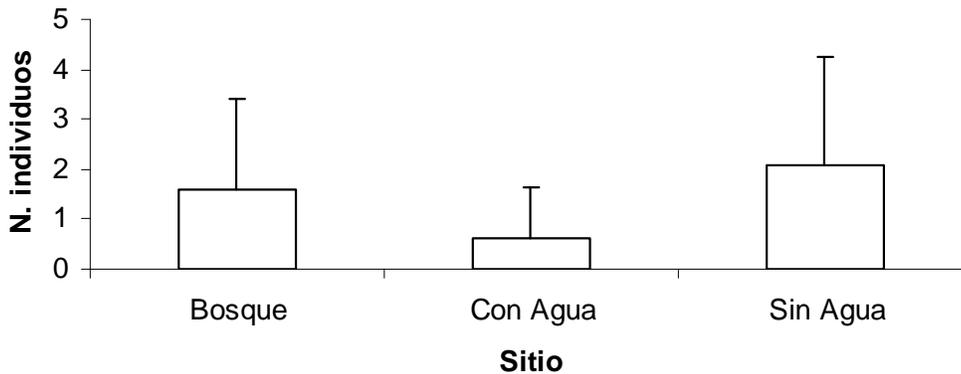


Fig. 6: Promedio del número de individuos de *C. stejnegerianus* (con su desviación estándar) por cuadrícula, para cada sitio de muestreo, en 3 sitios con diferente disponibilidad de agua en El Naranjal, a lo largo de 4 años.

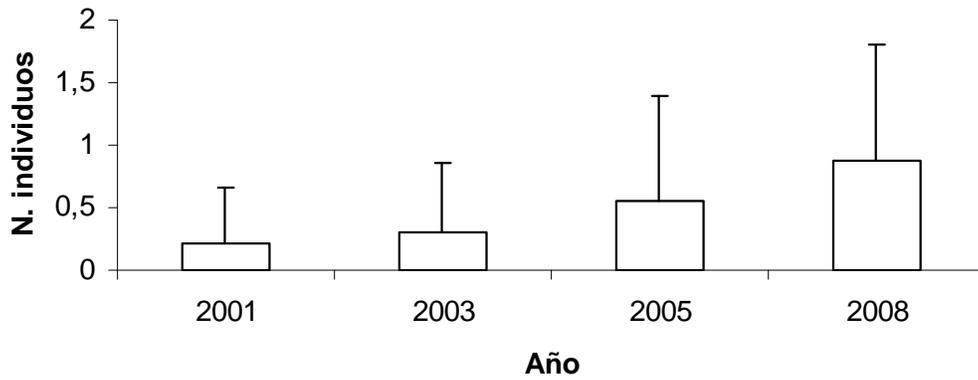


Fig. 7: Promedio del número de individuos de *N. polylepis* (con su desviación estándar) por cuadrícula, para cada año de muestreo, en 3 sitios con diferente disponibilidad de agua en El Naranjal, a lo largo de 4 años.

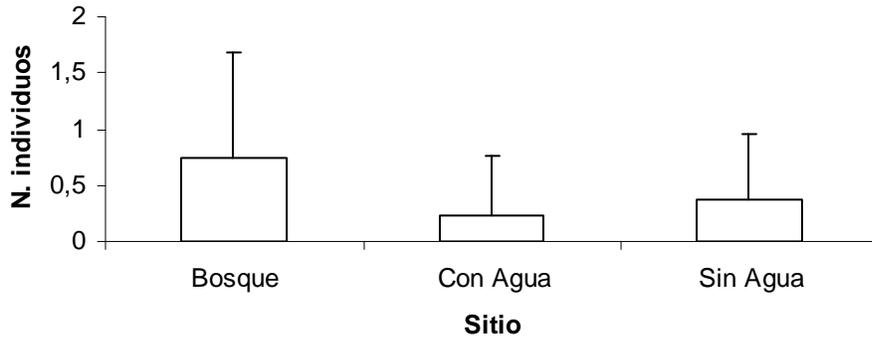


Fig. 8: Promedio del número de individuos de *N. polylepis* (con su desviación estándar) por cuadrícula, para cada sitio de muestreo, en 3 sitios con diferente disponibilidad de agua en El Naranjal, a lo largo de 4 años.

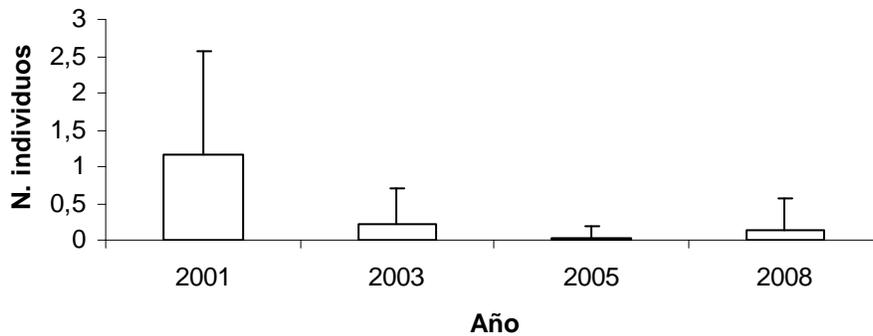


Fig. 9: Promedio del número de individuos de *C. fitzingeri* (con su desviación estándar) por cuadrícula, para cada año de muestreo, en 3 sitios con diferente disponibilidad de agua en El Naranjal, a lo largo de 4 años.

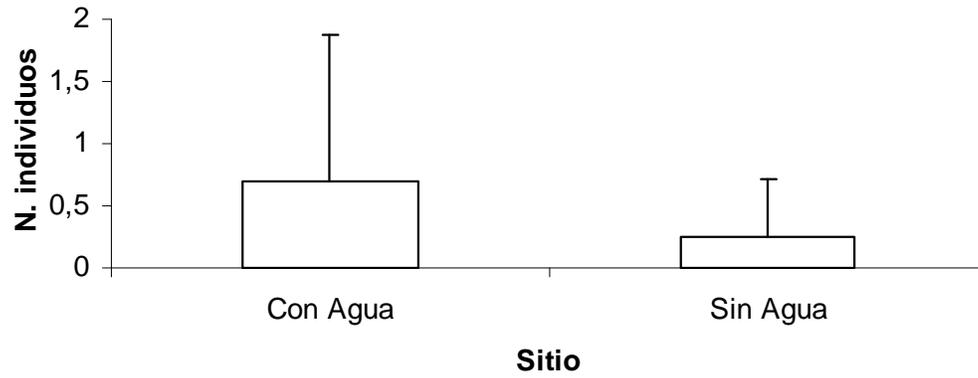


Fig. 10: Promedio del número individuos de *C. fitzingeri* (con su desviación estándar) por cuadrícula, para cada sitio de muestreo, en 3 sitios con diferente disponibilidad de agua en El Naranjal, a lo largo de 4 años.

Herpetofauna de mantillo comparando un bosque y un cacaotal, durante seis años

Priscilla Palavicini

Coordinador: Federico Bolaños

Los reptiles y anfibios son un importante constituyente de la fauna que habita en el mantillo de los bosques tropicales (Fauth *et al.* 1989). El mantillo que se acumula en el suelo de los bosques tropicales forma un microhábitat importante para muchas especies; las capas de hojas muertas y en descomposición proveen refugio y comida (Slowinski y Crother 1987).

Los factores que influyen las características de la herpetofauna de mantillo en bosques tropicales no se entienden en su totalidad. Varios factores físicos se han identificado como influencia sobre la densidad, diversidad y/o biomasa en estas comunidades. Entre estos está la humedad, la profundidad de mantillo y altura (Heinen 1992).

Se ha determinado que una humedad más continua, lleva a una mayor abundancia, y probablemente, a una mayor diversidad (Scott 1976). Fauth *et al.* (1989), determinaron que un aumento en la elevación, disminuye la riqueza de especies. También hallaron que una mayor profundidad de mantillo influye aumentando la riqueza. Heinen (1992), indica que la cobertura boscosa afecta la herpetofauna, en bosques alterados, debido al cambio de la estructura del dosel. Además, según Lieberman (1986), la variación estacional afecta la densidad, debido a la variación de disponibilidad, de las poblaciones de artrópodos.

El objetivo de este trabajo es comparar la herpetofauna de un bosque poco alterado y un cacaotal. Además, se compararán estos datos con los encontrados en años anteriores: 1997, 1999, 2000, 2001, 2003.

Materiales y Métodos

El muestreo se realizó en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, en la Quebrada la Gamba, el 17 de enero del 2008. Se muestrearon un total de 10 cuadrículas de 8 x 8 metros, cinco fueron en un cacaotal y las otras en una zona boscosa.

En cada sitio el muestreo se realizó colocándose en el exterior de la cuadrícula cubriendo todos los lados. Se fue retirando mantillo, avanzando hacia adentro, esto con el fin de capturar anfibios y reptiles, y obligar a aquellos no capturados, a dirigirse hacia el centro y capturarlos allí. Cada individuo fue colocado en una bolsa plástica, para así identificarlos, y medir la longitud hocico-ano, en centímetros.

Se realizó un análisis de varianza para determinar diferencias entre sitios y entre años, comparando con los datos obtenidos en los años 1997, 1999, 2000, 2001 y 2003 para los mismos sitios.

Resultados

Se encontró un total de 12 individuos pertenecientes a 6 especies, de los cuales 7 fueron encontrados en el bosque y 5 en el cacaotal (cuadro 1). Siendo *C. stejnegerianus*, la única que se presentó tanto en el bosque como en el cacaotal. Además, se observó *Lithobates warszewitschii* en el cacaotal, especie nunca antes vista en los años anteriores de estudio.

Al comparar los seis años, solo existen diferencias entre número de individuos por sitio ($F=21.26$; $gl=1/59$; $P<0.01$) (fig. 1). No existen diferencias entre número de individuos por año ($F=1.30$; $gl=5/59$; $P=0.275$); ni tampoco entre número de individuos por año por sitio ($F=0.51$; $gl=10/59$; $P=0.875$).

Para número de especies, no existen diferencias por sitio ($F=1.72$; $gl=1/59$; $P=0.195$), ni por año ($F=0.24$; $gl=5/59$; $P=0.942$), ni por año por sitio ($F=0.12$; $gl=10/59$; $P=0.999$) (fig. 2).

Discusión

En el estudio realizado este año, se encontraron muy pocos individuos con relación a años anteriores. La diferencia es especialmente drástica en los resultados del cacaotal, ya que siempre fue un sitio donde se encontraban muchos más individuos que en el bosque. Esto se puede deber a las condiciones que presentaba el cacaotal este año. Basado en observaciones, el cacaotal parecía haber estado bajo agua no mucho tiempo antes de realizar los muestreos; se podían observar entradas de agua, poca hojarasca y mucha piedra. Esto definitivamente pudo haber influenciado la diversidad y abundancia de anfibios y reptiles en el lugar.

Estos resultados no concuerdan con lo reportado por Lieberman (1986), quien encontró que los anfibios y reptiles son significativamente más abundantes en el cacaotal que en el bosque, en un estudio realizado en la Estación Biológica La Selva. Aparentemente el cacaotal constituye un sistema perturbado que es un excelente hábitat para algunas especies y no muy bueno para otras.

Solo por el hecho de que había poca hojarasca en el cacaotal, se podía esperar poca abundancia de herpetofauna, ya que según Heinen (1992) y Fauth (1989), hay una relación directa entre profundidad del mantillo y densidad de herpetofauna.

Además, parece que *C. stejnegerianus* es la especie más adaptada a estos cambios, ya que sigue siendo la más capturada a lo largo de todos los años, aunque este año también hayan disminuido la cantidad de capturas, igual fue la más común.

Por otro lado, en el bosque se encontró una cantidad de individuos y especies no muy diferente a años anteriores. Lo anterior puede indicar que el bosque se ha mantenido relativamente conservado a lo largo de los años de estudio. Además de que probablemente este año el ambiente del bosque resultó más favorable para estas especies de lo que resultó el cacaotal, y por eso se encontraron más en este hábitat.

El hecho de no encontrar diferencias en el número de especies por año y por sitio, puede deberse a que la zona de bosque es muy extensa y no se ha obtenido una muestra representativa. Mientras que el cacaotal, se ha muestreado prácticamente todo, por lo tanto, es muy difícil que aparezcan especies nuevas. En general el número de especies ha disminuido con los años (figura 2), lo cual concuerda con la disminución que enfrentan los anfibios y reptiles en todo el mundo, principalmente por la reducción de su hábitat y el calentamiento global.

Tampoco se encontraron diferencias entre número de individuos por año, además de las razones ya mencionadas, posiblemente el esfuerzo de captura e inexperiencia de las personas que realizaron el muestreo influyeron, entre otros factores.

En general la diversidad y abundancia de anfibios y reptiles en esta zona, al igual que en otras partes del mundo, está en disminución. Se cree que desde 1970 la población de anfibios ha disminuido alrededor de un 75% (Whitfield *et al.* 2006).

Por esta razón, trabajos como estos son muy importantes desde el punto de vista de conservación e investigación, ya que son una herramienta para poder cambiar la situación de estas especies y además conocer más sobre las mismas. Es por esto que se recomienda seguir haciendo estos muestreos y así tener un resultado más global entre más años de muestreo.

Bibliografía

- Faulth, J; B. Crother y J. Slowinski. 1989. Elevational patterns of species richness, evenness and abundance of the Costa Rica leaf-litter herpetofauna. *Biographic* 21:178–185.
- Heinen, J. 1992. Comparisons of the leaf litter Herpetofauna in Abandoned Cacao Plantation and Primary Rain Forest in Costa Rica. *Biotrópica* 24(3):431–439.
- Lieberman, S. 1986. Ecology of the leaf litter herpetofauna of a neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zoológica Mexicana Nueva serie* 15:1-72.
- Slowinski, J.B. y B.I. Crother. 1987. Diel differences in leaf-litter abundances of several species of reptiles and amphibians in an abandoned cacao grove in Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 35(2): 349-350.
- Scott Jr, N.J. 1976. The Abundance and Diversity of the Herpetofaunas of Tropical Forest Litter. *Biotropica* 8(1): 41-58.
- Whitfield, F; K. Bell; T. Philippi; M. Sasa; F. Bolaños; G. Chaves; J. Savage y M. Donnelly. 2006. From the Cover: Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *PNAS*. 104(2): 8352-8356

Cuadro 1. Especies encontradas en el bosque y cacaotal para los años 1997, 1999, 2000, 2001, 2003 y 2008, Golfito 2008.

Taxa	1997		1999		2000		2001		2003		2008		Total	
	Bosque	Cacao												
No. Cuadrículas	7	7	8	9	5	5	5	5	6	6	5	5	36	37
Dendrobatidae														
<i>Allobates talamancae</i>	1	2		3						2	1		2	7
<i>Silverstoneia flotator</i>		10	2	5		4		2		6			2	27
Centrolenidae														
<i>Centrolene prosoblepon</i>	2				1									3
<i>Cochranella albomaculata</i>											1		1	
Brachycephalidae														
<i>Craugastor fitzingeri</i>					1	1	1						2	1
<i>Craugastor stejnegerianus</i>	2	13	8	34	3	23	3	22	14	24	3	4	33	120
<i>Pristimantis vocator</i>	1	3			1	1							2	4
Ranidae														
<i>Lithobates warszewitschii</i>												1		1
Bufonidae														
<i>Ollotis aucoinae</i>		3		2		1	1						1	6
<i>Ollotis coniferus</i>				1						1				2
Teiidae														
<i>Ameiva festiva</i>							1						1	
Polychrotidae														
<i>Norops capito</i>	1				1									2
<i>Norops polylepis</i>	3	2		5			3	3			1		7	10
Corytophanidae														
<i>Corytophanes cristatus</i>	1													1
Viperidae														
<i>Bothrops asper</i>											1		1	
Colubridae														
<i>Coniophanes fissidens</i>						1	1						1	1
<i>Enulius sclateri</i>						1								1
No. Individuos	11	33	10	50	7	32	10	27	14	33	7	5	59	180
No. Especies	7	6	2	6	5	7	6	3	1	4	5	2	14	11

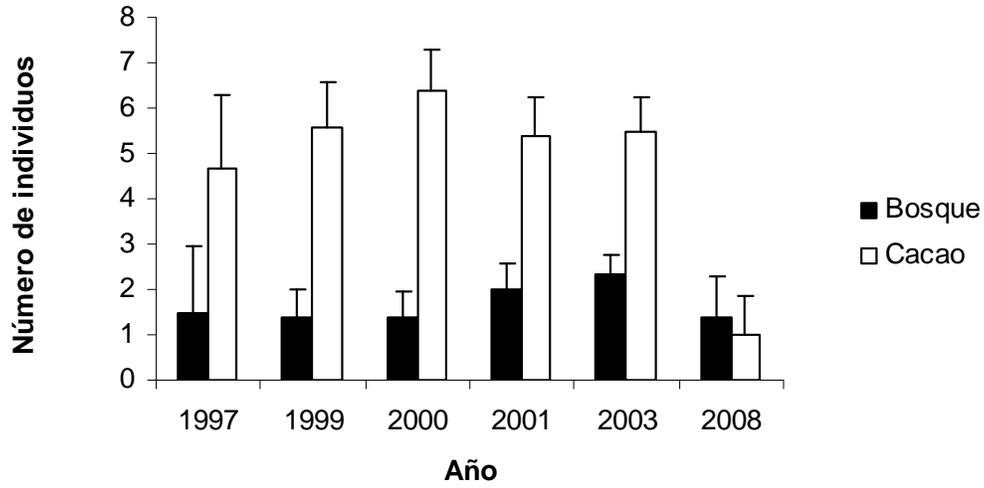


Fig. 1: Promedio y desviación estándar del número de individuos por año, en ambos sitios. La Gamba, Golfito. 2008

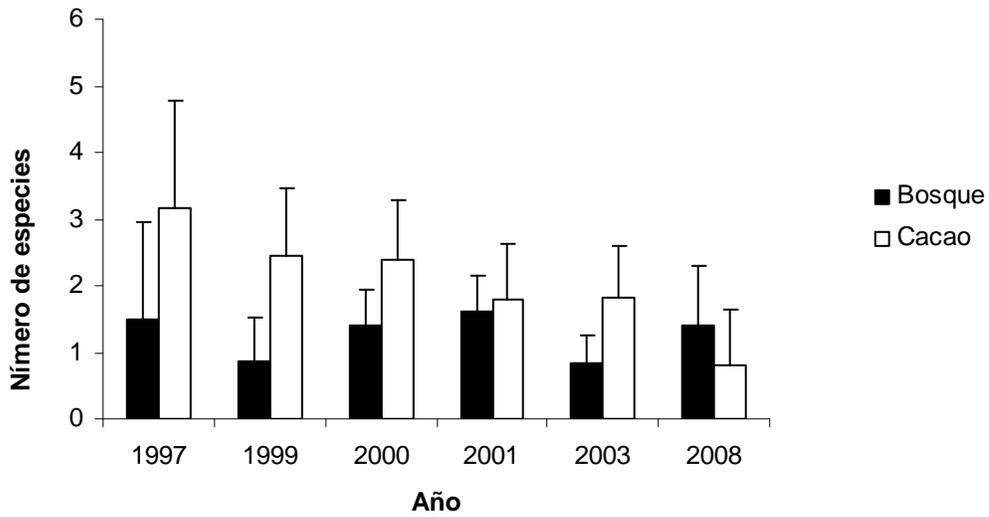


Fig. 2: Promedio y desviación estándar del número de especies por año, en ambos sitios. La Gamba, Golfito. 2008

Selección de la palma *Asterogyne martiana* por el murciélago *Artibeus watsoni* (Phyllostomidae) para la construcción de tiendas

Andrés Camacho-Alpízar

Coordinador: Bernal Rodríguez-Herrera

Los refugios son de suma importancia para los murciélagos y los mamíferos en general. Éstos pueden ser utilizados tanto de día como de noche, como sitios de descanso y/o alimentación. Éste grupo puede utilizar desde grietas en rocas, cuevas, árboles huecos y estructuras hechas por el hombre, sin embargo la mayoría de murciélagos utilizan más las plantas (Kunz y Lumsden 2003, Chaverri y Kunz 2006, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

De las especies que utilizan plantas como refugio hay un grupo que pueden modificar hojas para construir “tiendas” (Chaverri y Kunz 2006). Estas tiendas pueden tener estructuras diferentes y ser construidas en varias especies de plantas. Todas las especies de murciélagos que duermen en tiendas son tropicales y pertenecen a varias familias. En el neotrópico existen 17 especies y todas pertenecen a la familia Phyllostomidae y la subfamilia Sternodermatinae. No se sabe con certeza si todas las especies que se refugian en tiendas las construyen, ya que solamente hay observaciones de una especie del nuevo mundo (*Ectophylla alba*) y otra del viejo mundo (*Cynopterus aphinx*) construyendo una tienda (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). El género *Artibeus* representa casi la mitad de especies que utilizan este tipo de refugio. Se ha documentado más de 50 especies de plantas con tiendas utilizadas por este género y seis estilos arquitectónicos (Kunz y Lumsden 2003, Chaverri y Kunz 2006, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Las familias de plantas más utilizadas son Arecaceae y Araceae (Chaverri y Kunz 2006).

Para la especie *Artibeus watsoni* se han reportado más de 41 especies de plantas modificadas y cinco tipos de arquitectura (Chaverri y Kunz 2006, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Esta especie se encuentra desde Veracruz, México a lo largo de América Central hasta Colombia y es la especie de la cual más se ha escrito sobre este tema (Reid 1997, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). De todas las especies de plantas las más utilizadas por *A. watsoni* son *Anthurium ravenii* y *Asterogyne martiana* (Chloe y Timm 1985) y la estructura más utilizada es la bífida (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Las características de las tiendas bífidas en *A. martiana* fueron estudiadas por Stoner (2000) y se encontró que las palmas más utilizados fueron las de pecíolos más altos, y las hojas más utilizadas fueron las más grandes y con la vena central gruesa. La autora sugiere que este hecho podría deberse a un modo de evitar la depredación desde el suelo. Chaverri y Kunz (2006) encontraron que esta especie no permanece mucho tiempo en una misma tienda, sin embargo Chaverri y colaboradores (2007^a) encontraron que los machos tienden a utilizar tiendas en una misma área que defienden contra otros machos para ganar acceso a hembras. La variable principal que influencia la fidelidad de percha por parte de esta especie es la disponibilidad del refugio (Chaverri *et al.* 2007^b).

La palma *A. martiana* se distribuye en toda América Central desde Guatemala hasta el noroeste de Colombia y Ecuador. El hábitat de esta especie son los bosques muy húmedos. Esta especie es la única de su género que no está considerada en peligro de extinción (Henderson *et al.* 1995). De las especies de plantas que se sabe que son utilizadas por murciélagos constructores de tiendas en el sitio de estudio *A. martiana* es la más abundante (Stoner 2000).

La información que presenta Stoner (2000) es de la poca que existe sobre la selección de las plantas de *A. martiana* para construir los refugios. Este estudio tiene como objetivo determinar que variables a nivel del microhábitat tienen un efecto en esta selección de sitio enfocándose en la protección contra depredadores.

Materiales y métodos

El estudio se llevó a cabo durante los días 15, 16 y 17 de enero del 2008 en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, en las orillas de la quebrada La Gamba. Este sitio posee una vegetación de bosque tropical lluvioso y presenta una precipitación anual entre 3000 – 5000mm (Maldonado 2005).

Se realizaron cuadrículas contiguas de 20x20m cada una a la orilla de la quebrada. Todas las palmas con tienda dentro de una cuadrícula eran tomadas como tratamientos y un mismo número de palmas sin tienda eran elegidas al azar como controles. En las cuadrículas que no se encontró un solo individuo con tienda se tomaron al azar tres individuos como controles. En cada tratamiento y control se contaron el número de árboles con un DAP superior a 10cm y de otras *A. martiana* que se encontraban en un radio de 5m alrededor de cada planta, además de la cobertura de dosel utilizando un densiómetro. En los tratamientos también se contó el número de tiendas presentes en la palma. Para analizar si los tratamientos difieren de los controles con respecto a estas tres variables se realizó un análisis discriminante.

Resultados

Se muestrearon 21 parcelas para un total de 8400 m² de área muestreada. El total de plantas estudiadas fue 83 de las cuales 35 presentaron tiendas y 48 no, y se llegó a un total de 64 tiendas, para un promedio de una tienda por 131m². El promedio total de tiendas por planta fue de 0.77±1.24 y el promedio de tiendas de plantas con tienda fue de 1.83±1.32. El número de palmas con una sola tienda no varió significativamente del número de plantas que presentaron más de una tienda ($\chi^2=2.31$, gl=1, p=0.128; Fig. 1).

El número de árboles y de otras *A. martiana* alrededor de la planta, y la cobertura del dosel sobre la planta no varió mucho entre los controles y los tratamientos (Fig. 2-4). Además el resultado del análisis discriminante muestra que los tratamientos y controles no difieren entre sí según las variables medidas (Lambda=0.98; gl=3, 39; p=0.74).

Discusión

Los resultados muestran que *A. watsoni* no siempre utiliza solamente una hoja en cada palma para construir tienda, y que casi con la misma frecuencia construye más de una tienda por palma (Fig. 1). Esto probablemente se deba a la alta abundancia de *A. martiana* en el sitio de estudio. Si el número de palmas es muy alto los murciélagos tienen la libertad de construir sus tiendas en individuos diferentes (Chaverri y Kunz 2006) Los casos en los que se encontró más de una tienda por palma probablemente se deba a que algunas fueron construidas hace mucho tiempo o son utilizadas solamente como comederos, lo cual quiere decir que solamente son utilizadas durante períodos cortos de tiempo en la noche para comer frutos recogidos (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). La resistencia de las hojas también tiene un efecto importancia sobre la cantidad de tiendas por planta. En las especies con hojas poco resistentes no va a ser posible observar las tiendas que no fueron construidas hasta hace poco tiempo (Chaverri y Kunz 2006). Sin embargo sí se ha comprobado que *A. watsoni* prefiere construir sus tiendas en hojas con mayor diámetro de raquis, para que sean capaces de soportar el peso del grupo de murciélagos (Stoner 2000). Por lo tanto se esperaría que la cantidad de tiendas construidas en hojas poco resistentes sea muy baja.

Las variables medidas en este estudio no parecen tener efecto sobre la selección de individuos de *A. martiana* por parte de *A. watsoni* para construir tiendas. Con respecto a la cobertura del dosel se esperaba que esta fuera mayor en las tiendas ya que entre menos luz le pegue a la tienda, más difícil será para un depredador encontrar a los murciélagos. Sin embargo el porcentaje de cobertura boscosa fue prácticamente el mismo para los controles y los tratamientos, lo cual probablemente se deba principalmente a los requerimientos de entrada de luz de la palma en sí. *A. martiana* crece en zonas con mucha sombra, las cuales son características de bosques maduros (Henderson *et al.* 1995, Stoner 2000). Esto significa que para el murciélago la cobertura del dosel no es tan importante para escoger cierto individuo de *A. martiana*, aunque si lo puede ser para escoger en que especie construye tienda.

En el caso del número de árboles alrededor de la planta se esperaba que *A. watsoni* preferiera aquellas que presentaran pocos árboles alrededor. Esto debido a que los árboles pueden significar una posible vía de acceso para que los depredadores alcancen las tiendas, especialmente monos. En Costa Rica se ha documentado la depredación de murciélagos de esta especie por parte de monos tití (*Saimiri oerstedii*) los cuáles se pueden encontrar en el sitio de estudio. Las tiendas son reconocidas por los monos y los murciélagos son atacados por sorpresa (Boinski y Timm 1985). Además el gavián de garganta rayada (*Harpagus bidentatus*) muchas veces sigue a las tropas de monos e intenta capturar a los murciélagos cuando éstos salen huyendo de la tienda (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). El escoger construir tiendas en plantas con pocos árboles alrededor puede disminuir el riesgo de ser alcanzados por estos depredadores. Probablemente este tipo de ataques sean muy raros por lo que no signifiquen un factor muy crítico para los murciélagos a la hora de escoger una planta para refugiarse. Además en el sitio de estudio había muchos árboles por lo que la posibilidad de encontrar una planta sin árboles alrededor era muy escasa (Cordero 1997). Esta homogeneidad del ambiente parece ser la principal razón de la poca diferencia entre las palmas con o sin tienda. Estas palmas necesitan áreas con sombra, típicas de bosques maduros, para crecer (Stoner 2000). En estas áreas se esperaría que la cobertura boscosa sea muy homogénea, por lo tanto podría ser una explicación a la indiferencia de la escogencia de palma en cuanto a la cobertura boscosa. *A. martinana* también parece encontrarse de forma agrupada, por lo que también se esperaría que la variación en el número de otras *A. martiana* alrededor no fuera muy alta, y que por lo tanto no se encuentren diferencias entre las palmas con y sin tienda.

En promedio se encontró más de un individuo de *A. martiana* alrededor de cada individuo estudiado (Fig. 3). La distribución espacial de estas palmas ya había sido reportada para la zona y es heterogénea con tendencia agregada (Cordero 1997), lo cual coincide con los resultados del estudio. Se esperaba que *A. watsoni* prefiriera palmas que no tuvieran otras *A. martiana* alrededor. Esto debido a que una posible ventaja de las tiendas es que proveen a sus ocupantes de una vista panorámica de sus alrededores, y otras plantas con hojas grandes como las de *A. martiana* podrían llegar a limitar esta vista (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Sin embargo parece ser que el microhábitat de la especie estudiada no cambia mucho entre los individuos y los murciélagos tienden a discriminar más por las hojas que por el microhábitat.

Estos resultados muestran que las condiciones de microhábitat estudiadas son casi las mismas para todas las *A. martiana* en el sitio de estudio, lo cual probablemente se deba a que ese es el microhábitat típico de la especie. Este hecho indica que los murciélagos no tienen mucha oportunidad de discriminar individuos de *A. martiana*, basándose en su microhábitat, para construir sus tiendas, por lo menos a nivel de

condiciones para protegerse de depredadores. Otro factor que podría afectar la escogencia de los murciélagos es la homogeneidad del ambiente, ya que limita las posibilidades de escogencia de tienda. *A. watsoni* probablemente elija su sitio de refugio a nivel de hoja y no de individuo de *A. martiana*, como lo parece indicar el estudio de Stoner (2000). El hecho de que esta especie de palma presentara casi el mismo microhábitat en cuanto a las variables medidas en todos los individuos muestreados también puede indicar que la escogencia del microhábitat por parte de *A. watsoni* se da a nivel de especie de planta y no de individuo. Por ejemplo, por presentar estas características a nivel de su microhábitat, además de características de sus hojas, es que *A. watsoni* construye tiendas en esta especie. Es importante recordar que en este estudio no se estudiaron otras variables, principalmente microclimáticas, como por ejemplo la temperatura o la humedad relativa, las cuáles sí podrían tener un efecto en la selección de individuos de *A. martiana* para la construcción de tiendas.

Agradecimientos

Gracias a Bernal, mis compañeros y a La Pista.

Bibliografía

- Boinski, S. y R. M. Timm. 1985. Predation by squirrel monkeys and double-toothed kites on tent-making bats. *American Journal of Primatology* 9: 121-127.
- Chaverri, G. y Kunz, T. H. 2006. Roosting ecology of the tent-roosting bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southwestern Costa Rica. *Biotropica* 38: 77-84.
- Chaverri, G., M. Gamba-Rios y T. H. Kunz. 2007. Range overlap and associations patterns in the tent-making bat *Artibeus watsoni*. *Animal Behaviour* 73: 157-164.
- Chaverri, G., O. E. Quirós, M. Gamba-Rios y T. H. Kunz. 2007. Ecological correlates of roost fidelity in the tent-making bat *Artibeus watsoni*. *Ethology* 113: 598-605.
- Chloe, J. C. y R. M. Timm. 1985. Roosting site selection by *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) on *Anthurium ravenii* (Araceae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1: 241-247.
- Cordero, T. R. 1997. Aspectos generales de la composición y estructura de un bosque muy húmedo tropical e implicaciones para el manejo de especies de interés comercial. En Bolaños, F., J. Lobo y D. Briceño. (eds.). *Curso de Biología de Campo*. Universidad de Costa Rica. 179 p.
- Henderson, A., Galeano, G. y Bernal, R. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 353pp.
- Kunz, T. H. y L. F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. En T. H. Kunz y M. B. Fenton. *Bat ecology*. University of Chicago Press, Chicago. 3-87 pp.
- Maldonado, T. 2005. Características geográficas de la región de Golfito. En Lobo J. y F. Bolaños (eds.). *Historia natural de Golfito-Costa Rica*. Editorial Inbio, Heredia. 19-23pp.
- Reid, F.A. 1997. *A field guide to the mammals of Central America & Southeast Mexico*. Oxford University Press, Oxford. 334 pp.
- Rodríguez-Herrera B., R. A. Medellín y R. M. Timm. 2007. Murciélagos neotropicales que acampan en hojas. Editorial Inbio, Heredia. 178 pp.
- Stoner, K. E. 2000. Leaf selection by the tent-making bat *Artibeus watsoni* in *Asterogyne martiana* palms in southwestern Costa Rica. *Jour. Trop. Ecol.* 16: 151-157.

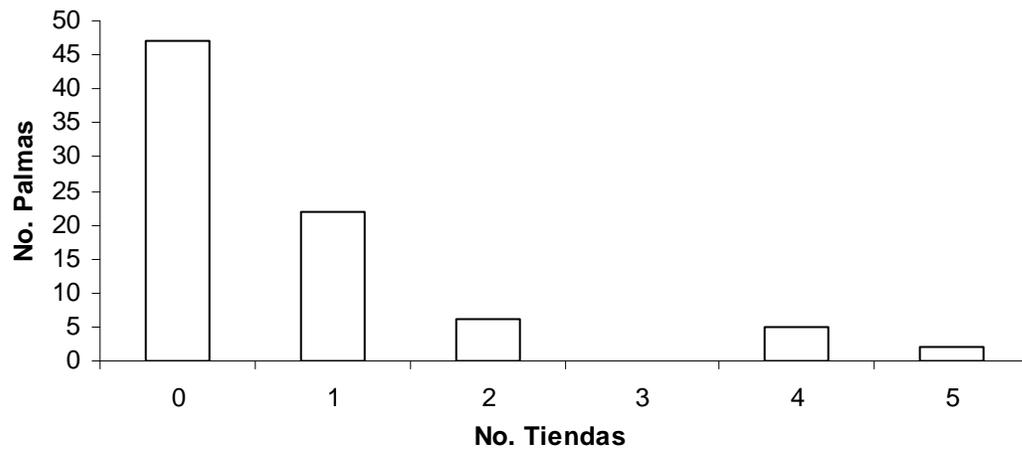


Fig. 1: Cantidad de *A. martiana* relacionado al número de tiendas.

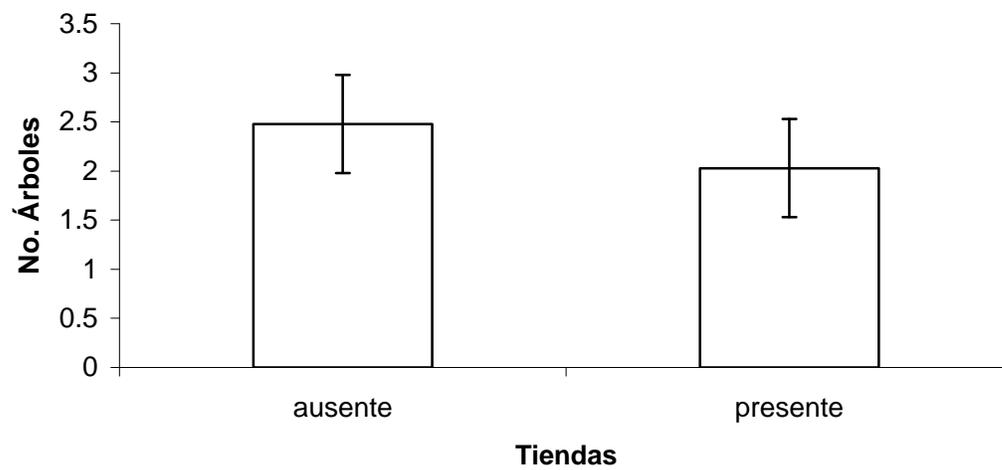


Fig. 2: Promedio (\pm desv. est.) del número de árboles (DAP > 10cm) en un radio de 5m para las palmas sin tienda y con tienda.

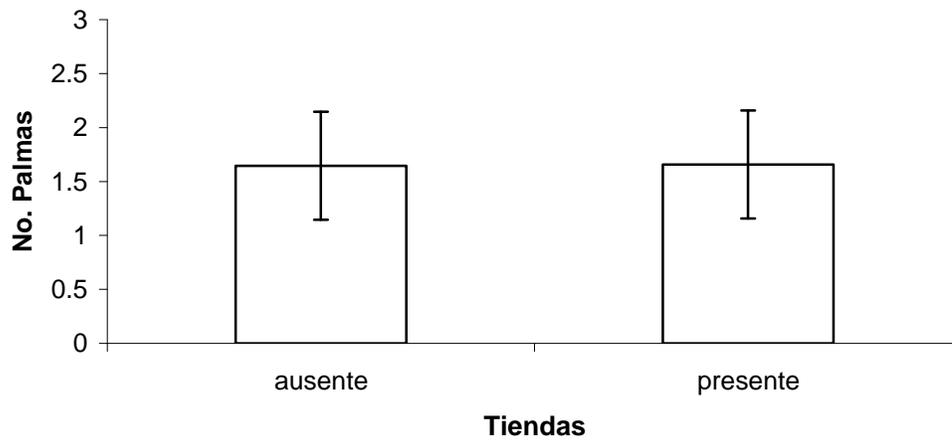


Fig. 3: Promedio (\pm desv. est.) del número de *A. martiana* en un radio de 5m para las palmas sin tienda y con tienda.

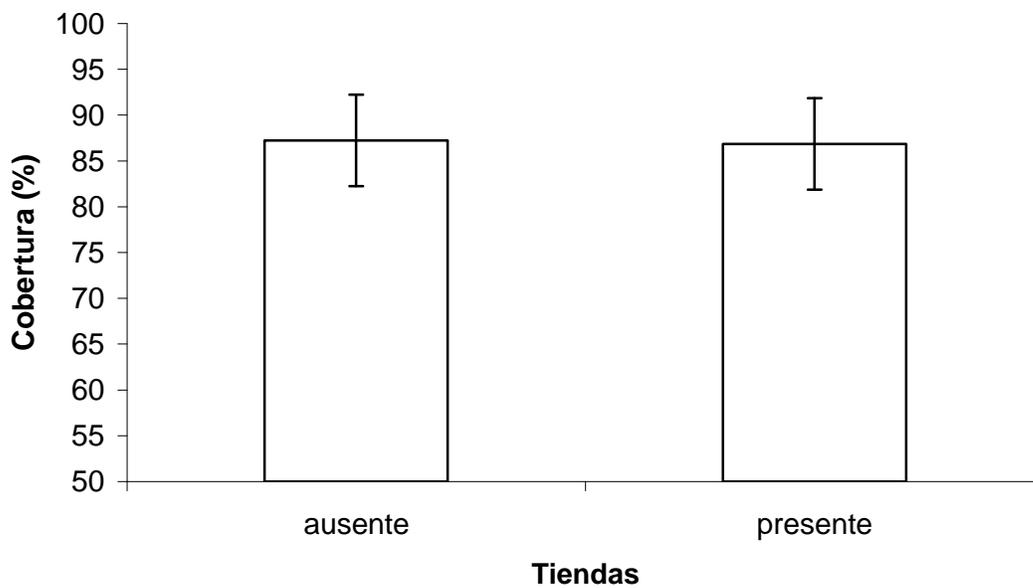


Fig. 4: Porcentaje (\pm desv. est.) de cobertura boscosa sobre cada palma sin tienda y con tienda.



Trabajos Individuales

Diversidad de Basidiomycetes descomponedores de madera en El Naranjal y La Gamba

Amandine Bourg

La presencia de varios tipos de escombros maderables es un factor clave en la biodiversidad de ecosistemas forestales. Los árboles muertos son fuente de nutrientes para insectos saproxílicos así como para hongos descomponedores y sirven de sustrato a hepáticas y líquenes. Son un elemento clave para la acumulación de materia orgánica, para reducir y formar horizontes en el suelo. Además, contribuyen en gran parte con el ciclo del nitrógeno y del carbono y representan parte importante de la biomasa de un bosque, que puede llegar a ser hasta de 20- 50 Mg / ha en bosques tropicales (Lindblad 2001).

Los factores principales que influyen en la descomposición de la madera incluyen temperatura, humedad, luz, oxígeno, dióxido de carbono, tipo de sustrato y organismos involucrados en la descomposición. La descomposición de la madera es lenta en condiciones naturales. Se ha dicho que en bosques tropicales es más rápida que en otras latitudes, pero este efecto puede ser contrarrestado por la presencia de taninos y por la dureza de la madera. El estudio de los organismos degradadores de madera es crucial para entender los procesos de la degradación de la madera y la tasa de recambio de la madera caída en un bosque. En ecosistemas terrestres, los hongos son los agentes más importantes de descomposición de madera (Lindblad 2001).

Los hongos poroides, o poliporales, son importantes degradadores de madera y de árboles en pie, lo que les da cierta relevancia tanto del punto de vista ecológico como económico. Algunos se distinguen macroscópicamente en el campo y son fáciles de preservar. Por todas estas razones han sido muy estudiados desde los inicios de la micología (Gilbertson & Ryvarden 1986).

Algunos hongos degradadores de madera atacan árboles vivos como parásitos, usualmente individuos heridos o viejos, pero la mayoría ataca madera caída y partes muertas de los árboles (Lisiewska 1992). Los hongos poroides viven principalmente en madera y utilizan los componentes de su pared celular como fuente de alimento. Los principales componentes de la madera son celulosa, hemicelulosa y lignina.

Los hongos poliporales pueden provocar tres tipos de podredumbre: blanca, suave o café (Gilbertson & Ryvarden 1986). Los hongos de podredumbre suave degradan la lámina media entre las células, a diferencia de los otros dos tipos de hongos (Dix & Webster 1995). Los otros hongos descomponedores de madera atacan la pared secundaria, pero el orden en que actúan sobre estos componentes cambia, por lo que la madera atacada presenta una apariencia particular para cada tipo. Los hongos de podredumbre blanca degradan primero la lignina, dejando una textura algodonosa por el residuo de celulosa inicial, mientras los hongos de podredumbre parda degradan la celulosa y la hemicelulosa de las maderas, pero no la lignina, por lo que el residuo son muchos cuadrados pardos, que recuerdan el carbón quemado (Dix & Webster 1995).

La luz podría afectar los hongos por la humedad del sustrato en que crecen. Un exceso de luz podría secar el tronco y volver el sitio menos apto a la colonización por ciertas especies (J. Carranza com. pers.). El bosque muy húmedo tropical posee una composición y estructura muy variable, que dependen de variables ambientales como tipo de suelo, pendiente, altitud, exposición al viento y agua, por ejemplo. Las especies de plantas presentes en un sitio pueden estar ausentes de otro muy cercano (Robles *et al.*

2005). La importancia de la madera caída para la biodiversidad es aceptada en zonas templadas, pero la relación entre el volumen de la madera y la diversidad de grupos específicos no ha sido probada explícitamente (Lindblad 2001)

El objetivo de la presente investigación es comparar la diversidad de hongos poliporales y estereales en dos sectores del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito y caracterizar las condiciones en que se encuentran sus cuerpos fructíferos.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en enero del 2008, en los sitios El Naranjal y La Gamba. Ambos sitios pertenecen al Refugio de Vida Silvestre Golfito, pero se encuentran separados por 5.3 km y tienen historias diferentes en cuanto a uso del suelo: El Naranjal fue el sitio en que la compañía bananera, Standard Fruit Co., estableció sus cultivos de frutales, y tiene unos veinte años de regeneración, desde que la Compañía abandonó Golfito; la Gamba es un bosque primario muy poco accesible, visitado principalmente por cazadores, y es considerado un bosque primario. Se visitaron 40 troncos en La Gamba y 38 en El Naranjal.

En la Fila La Gamba, la Universidad de Costa Rica tiene una parcela delimitada, por lo que se sabe que sus laderas tienen un buen drenaje y pendientes de hasta 54° y se han caracterizado 56 especies arbóreas, con densidades de hasta 101 individuos/ ha. La altura más común entre las especies del bosque es de 20 m. Los árboles más importantes en esta zona son el guapinol (*Hymeneae courbaril*), el manú plátano (*Vitex cooperi*), el baco, la caobilla, la fruta dorada (*Virola koschnii*), el peine de mico (*Apeiba tibourbou*), el cocora (*Guarea* sp.), las guabas (*Inga* spp.), el capulín blanco (*Trichospermum* sp., *Ardisia* sp., *Dendropanax* sp., *Trophis* sp., el canfín (*Tetragastris panamensis*), *Tetrathylacium macrophyllum*, el hule (*Castilla elastica*), el cornizuelo, el indio desnudo (*Bursera simarouba*), *Alchornea* sp., *Elaegia auriculata* y *Sorocea* sp. (Robles *et al.* 2005).

En el campo, se recolectaron hongos poroides (Hymenochaetales, Ganodermatales y Polyporales) y Stereales de forma oportunista, en troncos caídos y tocones. Para cada especie se anotó el número de cuerpos fructíferos, como medida de éxito de ese hongo. Para cada tronco, se anotó sitio, largo y ancho en centímetros (para obtener un volumen total del tronco en centímetros cúbicos), cobertura vegetal, luz lateral y estadio de pudrición. Cuando el tronco presentaba varios anchos, se midió en un punto medio. La cobertura vegetal se estimó en una escala de 1 a 100, en categorías de 10 en 10, y la luz lateral se tomó como poca, moderada o alta. El estadio de pudrición se tomó de la clasificación establecida por Lodge y colaboradores (2004), que va de 1 a 4. En esta, el estadio 1 corresponde a troncos recién caídos, cuya corteza no se desprende, mientras el 4 son troncos tan podridos que se pueden desmenuzar con la mano. Los hongos se pusieron a secar al aire.

Los hongos se identificaron en el laboratorio, hasta especie cuando fue posible. Para la identificación se contó con la ayuda de la Dra. Julieta Carranza y de Alejandro Muñoz. Para esto, se utilizó el estereoscopio, el microscopio de luz y reactivos comunes para el estudio de estos grupos taxonómicos (KOH, Meltzer y floxina). Las muestras serán depositadas en el Herbario de la Universidad de Costa Rica (USJ).

Se calcularon curvas de rarefacción para ambos sitios para comparar la diversidad de especies, en condiciones de muestreo igual, ideales, con EstimateS 8 (Colwell 2005). Se tomó como abundancia el número de cuerpos fructíferos por ser considerada una medida del éxito del hongo en ese sitio. Para comparar las especies comunes entre sitios, se hizo una prueba de Chao-Jaccard basado en abundancia estimada y un Morisita-Horn

con el mismo programa. También se calculó un índice de diversidad de Shannon para cada sitio.

Se realizó un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) no paramétrico por tronco y abundancia de hongo por especie con una extensión para Excel, Excel XLStat 2008.1, así como por sitio y cantidad de luz incidente, tanto en cobertura como en luz lateral. Para estos análisis se utilizó la distancia de Bray-Curtis y el estrés de Kuskal (1). También se realizó una prueba de bondad y ajuste para ver si la distribución de especies entre categorías se debía al azar, y un análisis de coocurrencia con el programa Ecosim (Gotelli *et al* 2007). Por último, se realizó un MDS por cada categoría de podredumbre de madera con los troncos y las especies de hongos encontradas.

Resultados

Se encontró en total 32 especies de hongos pertenecientes a 20 géneros y 6 familias (Cuadro 1) en 40 troncos en La gamba y 38 en El Naranjal. De ellas, 22 estaban en La Gamba y 23 en El Naranjal, con 13 especies compartidas. La curva de rarefacción muestra que a esfuerzo igual de muestreo, se encuentra una cantidad ligeramente mayor de cuerpos fructíferos (Fig. 1). La Gamba tuvo un índice de Shannon ligeramente superior al de El Naranjal ($H_1=3.679$, $J_1=0.825$, $H_2=2.332$, $J_2=0.516$, respectivamente) El índice de Morisita-Horn, igual a 0.226, muestra una diferencia entre los dos sitios pero el Chao-Jaccard muestra que el 57.6% de las especies son compartidas. Las especies que sólo se encontraron en La Gamba fueron: *Ganoderma lucidum*, *Lenzites sp.*, *Polyporus sp.*, *Polyporus tenuiculus*, *Pyrofomes sp.*, *Rigidoporus brokensis*, *Stereum sp.1*, *Stereum sp.2* y *Trametes sp.*; las especies que sólo se encontraron en El Naranjal fueron: *Antrodiella sp.*, *Corioloopsis byrsina*, *Corioloopsis floccosa*, *Perenniporia sp.*, *Phellinus linteus*, *Polyborus tricholoma*, *Pycnoporus sanguineus*, *Stereum sp.*, *Striptochaete damaecornis* y *Trametes elegans*.

La cantidad promedio de madera observada fue similar ($t=0.4532$, $p=0.652$, $gl=76$) (Fig. 2). No se encontró relación entre el número de hongos por tronco y el volumen del tronco (Cuadro 2) y las especies de hongos no fueron diferentes entre sitios (Fig. 3). Los sitios tampoco presentaron diferencias sustanciales en iluminación (Fig. 4). Sin embargo, el MDS muestra diferencias en las categorías de podredumbre con respecto a las especies encontradas. La prueba de bondad y ajuste muestra que las especies no se distribuyen al azar entre categorías ($X^2=5.1813$, $p=0.1590$, $gl=3$). Al ordenar las especies por presencia en maderas de diferentes estadios de podredumbre, se encuentra una secuencia (Cuadro 3). Los estadios de podredumbre se separan entre sí claramente (Fig. 5), debido a que ciertas especies no co-ocurren (Cuadro 4). Se observó una mayor cantidad de especies en estadios intermedios de podredumbre (Fig. 6) pero las especies dentro de cada estadio no difirieron entre sitios (Fig. 7).

Discusión

En Costa Rica, desde inicios del siglo XX, se han reportado 231 especies de hongos poroides en 72 géneros (Carranza 1996). Se encontró en este sitio 14% de esas especies. *Phellinus*, género cosmopolita con 154 especies en el mundo, es el género con más especies en Costa Rica (Carranza 1996). De ellas, se encontró tres en Golfito. Todos los hongos encontrados son de podredumbre blanca, salvo *Corioloopsis*, que presenta podredumbre suave (Gilbertson & Ryvarden 1986). Los hongos de podredumbre blanca son más frecuentes en las zonas tropicales, ya que los hongos de podredumbre café se han adaptado a las coníferas. La madera de dicotiledóneas tiene menos contenido de lignina que la de las coníferas (Gilbertson & Ryvarden 1986). Sin embargo, los hongos de podredumbre blanca no tienen relación filogenética entre sí (Gilbertson & Ryvarden 1986),

ya que aparece en grupos muy diversos, en este caso, en cuatro órdenes diferentes dentro del filo Basidiomycota (Cuadro 1). La mayoría de los poliporales y stercorales tienen distribuciones amplias, y dentro de una misma zona climática las especies compartidas es muy alta, lo que puede indicar un origen común compartido o una muy buena dispersión (Ryvarden 1996). Las diferencias entre sitios corresponden más que todo a abundancias de cuerpos fructíferos, probablemente tuvo peso un tronco con 1292 cuerpos fructíferos de *Phellinus gilvus*.

La mayoría de las esporas de hongos son dispersadas por viento. Para que se den dispersiones a largas distancias, las esporas ascienden a capas más allá de la capa de aire de flujo laminar que rodea a los hongos. Las esporas que llegan a capas superiores pueden incluso migrar entre continentes, aunque no se sabe cuánto dura la viabilidad de estas. Otra parte de las esporas de los hongos es dispersada en las heces de animales, tanto descomponedores de la madera como saprófitos del suelo o animales más grandes que se comen los basidiocarpos (Burnett 2003). En Golfito se observaron muchos insectos comiendo los hongos.

Los árboles muertos son clave en la ecología de organismos amenazados por el manejo forestal. De 1487 especies de listas rojas en Suecia, 39% requerían madera caída para sobrevivir. La extracción forestal es una de las amenazas más grandes para los hongos descomponedores de madera, y la diversidad de los hongos influyen en la diversidad de escarabajos que comen madera, como los Passalidae. Esto se ha determinado para países boreales y templados, pero no hay estudios del impacto real de estas actividades en el trópico (Lindblad 2001).

Aunque esto no es normalmente importante en las comunidades de poliporales, un factor que podría mostrar diferencias en los hongos sería la especie de árbol de la que proviene la madera (Lisiewska 1992), lo que se podría ver si se hiciera un seguimiento a largo plazo de un sitio y se monitorearan las especies de hongos presentes. Se requiere más de dos años de estudio en un sitio para saber la verdadera composición de especies de hongos de un sitio dado (Linder *et al* 2006).

En conclusión, todos los hongos encontrados fueron de podredumbre blanca. Los dos sitios son similares en composición de especies pero El Naranjal tiene una abundancia mayor de cuerpos fructíferos. Se observa una especificidad de ciertas especies a determinados estadios de podredumbre de la madera, lo que hace importante la preservación de troncos en el bosque.

Agradecimientos

Este trabajo no se hubiera podido completar sin la ayuda de algunas personas. Quisiera agradecer especialmente a la Dra. Julieta Carranza por confirmar las identificaciones de mis hongos y colaborar con el diseño del proyecto. Asimismo a Ana María Conejo y Adriana por su ayuda en el trabajo de campo y a Federico Bolaños, Eduardo Chacón y Alejandro Muñoz por su ayuda y paciencia con la estadística de este trabajo.

Bibliografía

- Burnett, J. 2003. Fungal Populations and Species. Oxford University Press, Inglaterra. 348p.
- Carranza, J. 1996. Distribution of pore fungi (Aphylophorales: Basidiomycotina) in the biotic units of Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 44 (Supl. 4): 103-109.

- Colwell, R.K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Dix, N. & J. Webster. 1995. Fungal Ecology. Great Britain at the University Press, Cambridge. 548 p.
- Gilbertson, R.L. & L. Ryvarden. 1986. North American Polypores. Vol 1 & 2. Fungiflora, Oslo, Noruega. 885 p.
- Gotelli, N.J. and G.L. Entsminger. 2007. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Linder, D.L., H.H. Burdsall Jr. & G.R. Stanosz. 2006. Species-diversity of polyporoid and corticioid fungi in northern hardwood forests with differing management histories. *Mycologia* 98 (2): 195-217.
- Lindblad, I. 2001. Diversity and distribution of Wood – inhabiting Basidiomycetes on decomposing logs – examples from tropical and boreal forests. Tesis para optar por el grado de Doctor Scientiarum en el Departamento de Biología de la Universidad de Oslo, Noruega. 359 p.
- Lisiewska, M. 1992. Macrofungi on special substrates. En: Winteroff, W. (Ed.) Fungi in vegetation science. Kluwer Academic Publishers, Holanda. 151-182.
- Lodge, D.J., J.F. Ammirati, T.E. O'Dell, G.M. Mueller, S.M. Huhndorf, C.-J. Wang, J.N. Stockland, J.P. Schmit, L. Ryvarden, P.R. Leacock, M. Mata, L. Umaña, Q. Wu & D.L. Czederpiltz. Terrestrial and lignicolous macrofungi. p. 127-172. En: Mueller, G.M., G.F. Bills & M. Foster. (Eds.). Biodiversity of Fungi: Inventory and Monitoring Methods. Academic Press, Estados Unidos.
- Robles, T., R. Ortiz & J. Gómez-Laurito. 2005. Aspectos generales del bosque del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito p. 97- 106. En: Lobo Segura, J. & F. Bolaños Vives (Ed.). 2005. Historia Natural de Golfito- Costa Rica. INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Ryvarden, L. 1996. Biodiversity in polypore fungi. A comparison between tropical Africa and America. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Supl. 4): 125-129.

Cuadro 1. Abundancia de cuerpos fructíferos de las especies de hongos encontradas en los dos sitios estudiados

Orden	Familia	Especie	La Gamba	EI Naranjal	Total
Ganodermatales	Ganodermataceae	<i>Amauroderma sp.</i>	9	2	11
		<i>Ganoderma lucidum</i>	2	0	2
Polyporales	Coriolaceae	<i>Ganoderma sp.2</i>	37	10	47
		<i>Antrodiella sp.</i>	0	1	1
		<i>Corioloopsis byrsina</i>	0	54	54
		<i>Corioloopsis floccosa</i>	0	82	82
		<i>Datronia caperata</i>	3	13	16
		<i>Earliella scabrosa</i>	40	8	48
		<i>Fomes fasciatus</i>	19	39	58
		<i>Hexagonia hydnoides</i>	8	364	372
		<i>Lenzites sp.</i>	13	0	13
		<i>Perenniporia sp.</i>	0	11	11
		<i>Pyrofomes sp.</i>	3	0	3
		<i>Rigidoporus brokensis</i>	81	0	81
		<i>Rigidoporus sp.</i>	2	9	11
		<i>Trametes cubensis</i>	9	16	25
		<i>Trametes elegans</i>	0	29	29
		<i>Trametes sp.</i>	3	0	3
		<i>Trichaptum sector</i>	141	71	212
Stereales	Lentinaceae	<i>Panus sp.</i>	9	4	13
	Polyporaceae	<i>Polyporus sp.</i>	3	0	3
<i>Polyporus leporeurii</i>		70	56	126	
<i>Polyporus tenuiculus</i>		24		24	
<i>Polyporus tricholoma</i>		0	34	34	
<i>Pycnoporus sanguineus</i>		0	2	2	
<i>Stiptochaete damaecornis</i>		0	12	12	
<i>Stereum sp.</i>		0	134	134	
Hymenochaetales	Hymenochaetaceae	<i>Stereum sp.1</i>	37	0	37
		<i>Stereum sp.2</i>	67	0	67
Hymenochaetales	Hymenochaetaceae	<i>Phellinus sp.</i>	32	10	42
		<i>Phellinus gilvus</i>	46	1306	1352
		<i>Phellinus linteus</i>	0	2	2
Total			647	2267	2914

Cuadro 2. Análisis de varianza para el efecto del volumen de la madera y la especie de hongo en el número de cuerpos fructíferos

	F	p	gl
Volumen * Especie	0.287	0.59	1
Volumen	1.675	0.20	1
Especie	0.379	0.998	31

Cuadro 3. Presencia de hongos por estadio de podredumbre. Las líneas punteadas separan especies de hongos de acuerdo a la preferencia de podredumbre.

Especie	M1	M2	M3	M4
<i>Pycnoporus sanguineus</i>	1	0	0	0
<i>Phellinus sp.</i>	1	1	1	0
<i>Rigidoporus sp.</i>	1	1	1	0
<i>Trichaptum sector</i>	1	1	1	0
<i>Fomes fasciatus</i>	1	1	1	0
<i>Polyporus tenuiculus</i>	0	1	0	0
<i>Earliella scabrosa</i>	0	1	1	0
<i>Perenniporia sp.</i>	0	1	1	0
<i>Polyporus lepreurii</i>	1	1	1	1
<i>Polyporus sp.</i>	0	0	1	0
<i>Stiptochaete damaecornis</i>	0	0	1	0
<i>Trametes elegans</i>	0	0	1	0
<i>Amauroderma sp.</i>	0	1	0	1
<i>Ganoderma lucidum</i>	0	1	0	1
<i>Ganoderma sp.2</i>	0	1	0	1
<i>Polyporus tricholoma</i>	0	1	0	1
<i>Trametes cubensis</i>	0	1	0	1
<i>Hexagonia hydnoides</i>	0	1	1	1
<i>Phellinus gilvus</i>	1	1	1	1
<i>Panus sp.</i>	0	0	1	1
<i>Datronia caperata</i>	0	0	1	1
<i>Antrodiella sp.</i>	0	0	1	0
<i>Lenzites sp.</i>	0	0	0	1
<i>Phellinus linteus</i>	0	0	0	1
<i>Pyrofomes sp.</i>	0	0	0	1
<i>Stereum sp.</i>	0	0	0	1
<i>Trametes sp.</i>	0	0	0	1
<i>Coriolopsis byrsina</i>	1	0	1	1
<i>Coriolopsis floccosa</i>	1	1	0	1
<i>Rigidoporus brokensis</i>	1	1	1	1
<i>Stereum sp.1</i>	1	0	0	1
<i>Stereum sp.2</i>	1	1	1	1
Total	12	18	18	20

Cuadro 4. Especies que no co-ocurren (valor de co-ocurrencia mayor al esperado por el azar, indicadas con una X). Los nombres abreviados en la primer fila corresponden a los mismos nombres de la primer columna

Espece	C. byr.	E. sca.	F. fas.	H. hyd.	R. rok.	T. sec.	P. lep.	Ster.	P. gil.	Phel.
<i>Corioloopsis byrsina</i>										
<i>Earliella scabrosa</i>										
<i>Fomes fasciatus</i>		X				X				
<i>Hexagonia hydnoides</i>	X	X	X							
<i>Rigidoporus brokensis</i>	X		X	X						
<i>Trichaptum sector</i>			X	X						
<i>Polyporus leporeurii</i>	X		X	X	X	X				
<i>Stereum sp.2</i>				X		X				
<i>Phellinus gilvus</i>	X	X	X	X	X			X		
<i>Phellinus sp.</i>		X	X							

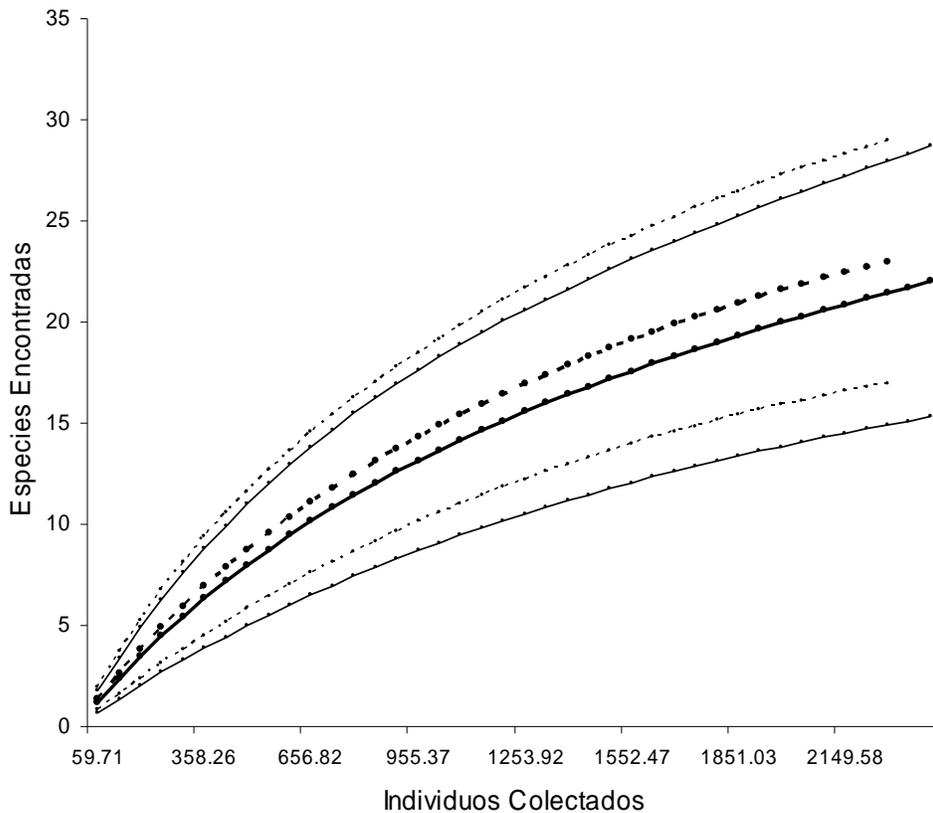


Fig.1: Curvas de rarefacción para El Naranjal (línea punteada) y La Gamba (línea entera) con sus respectivos límites de confianza, indicados con líneas más delgadas.

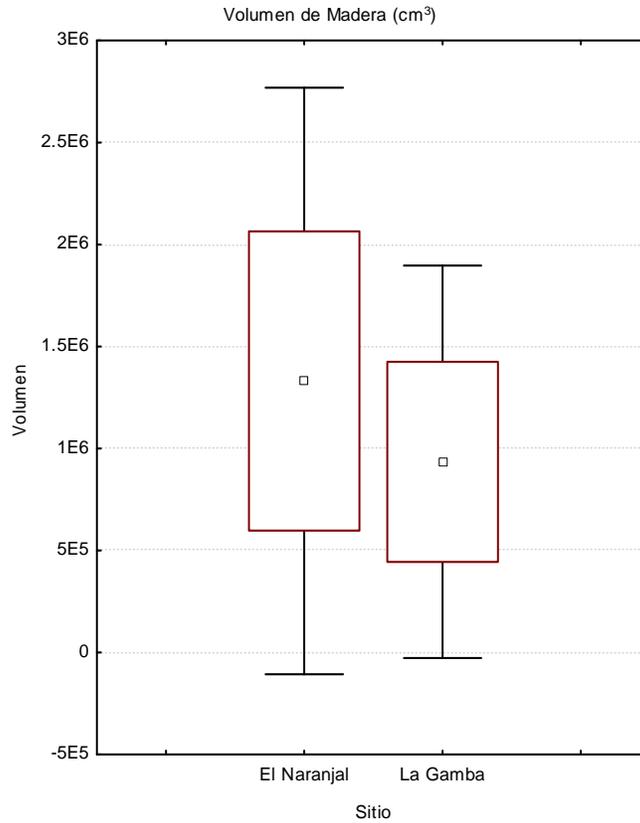


Fig. 2: Promedio \pm error estándar (EE) y $1.96*(EE)$ del volumen de madera en cm³ en El Naranjal y La Gamba.

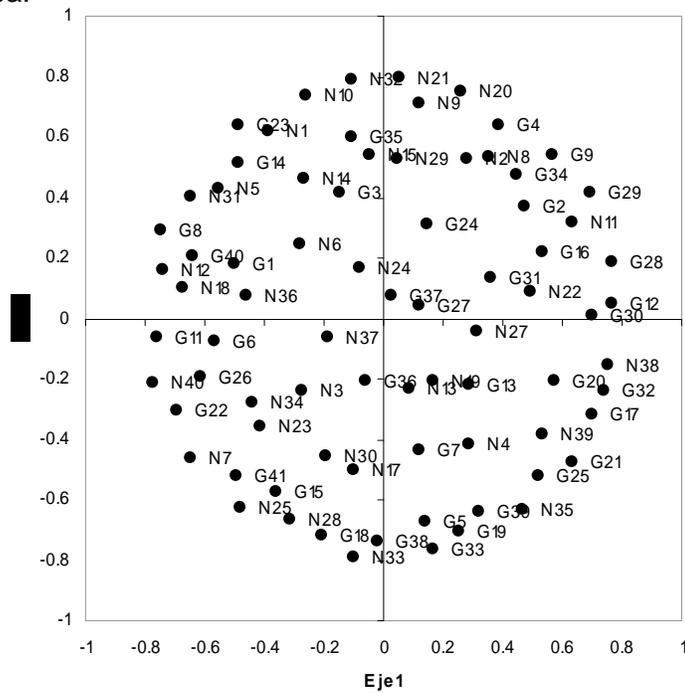


Fig. 3: Factores 1 y 2 del análisis de escalamiento multidimensional (MDS) de troncos por especie (estrés 0.043)

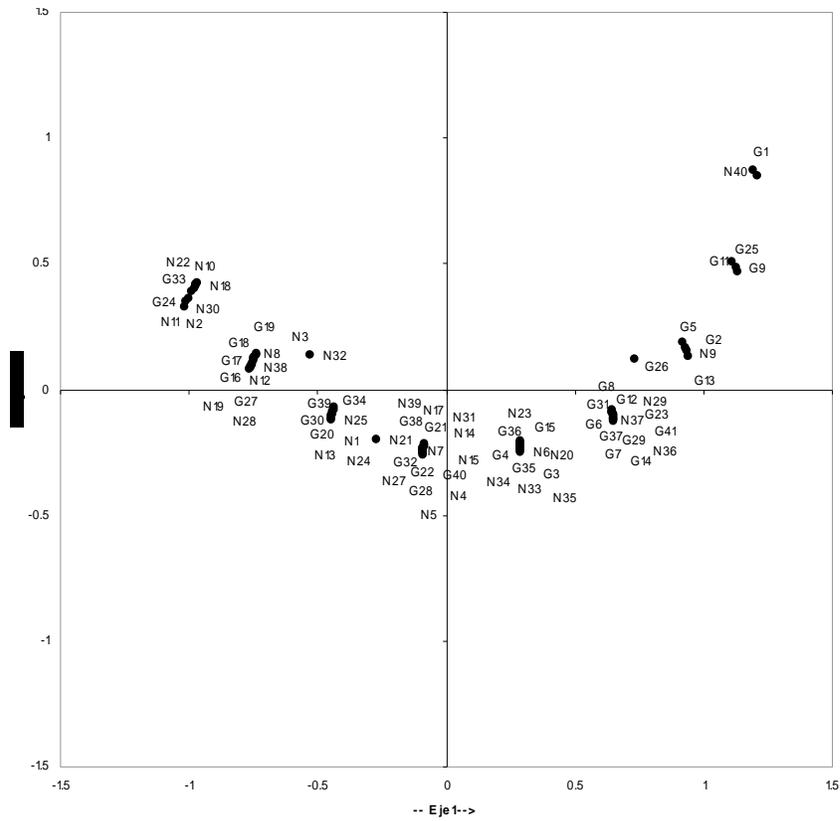


Fig. 4: Factores 1 y 2 del análisis de escalamiento multidimensional (MDS) de incidencia de luz por sitio (estrés 0.014).

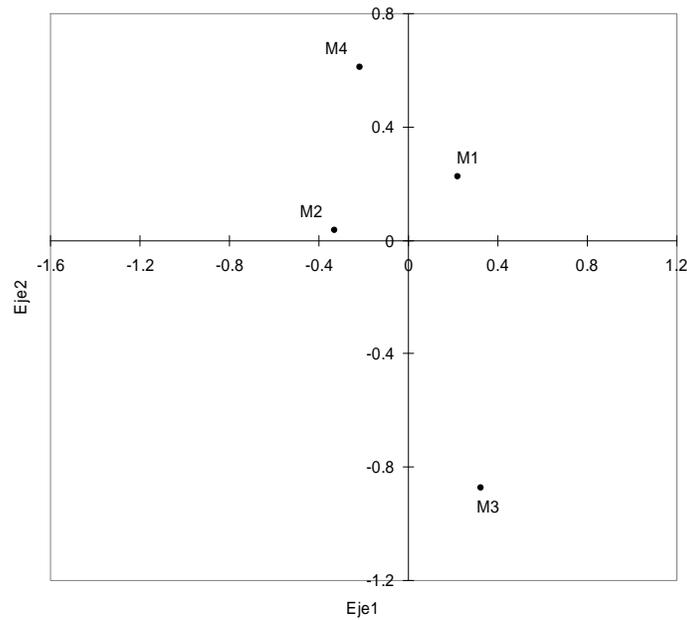


Fig. 5: Factores 1 y 2 del análisis de escalamiento multidimensional (MDS) por especie y categoría de podredumbre de madera (estrés de Kruskal (1)=1.21 E-5)

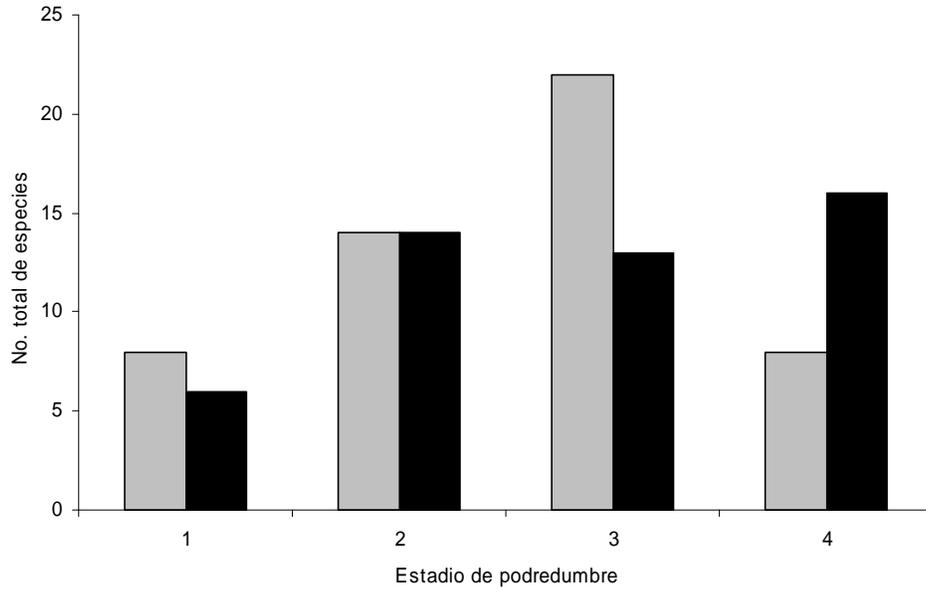


Fig. 6: Número de especies con respecto al estadio de podredumbre en El Naranjal (gris) y La Gamba (negro).

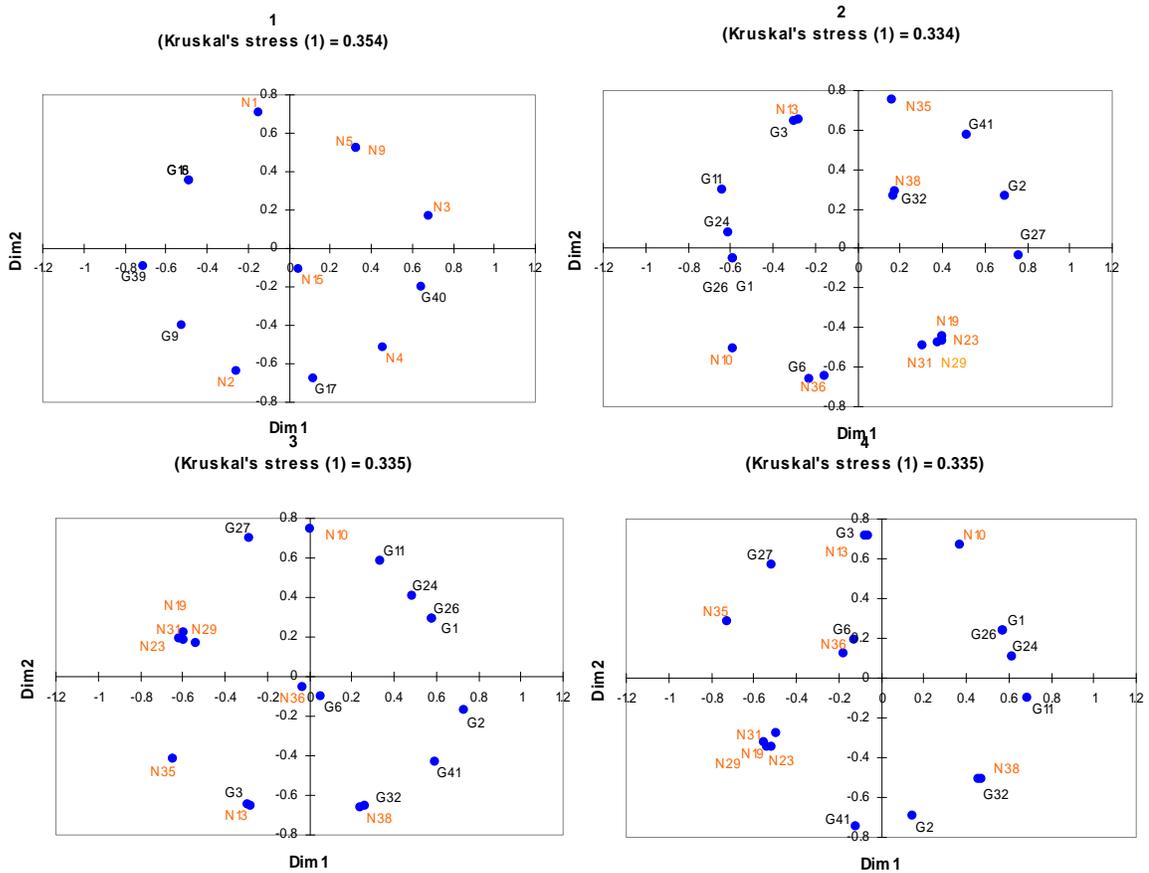


Fig. 7: Análisis de escalamiento multidimensional (MDS) de troncos dentro de cada categoría de podredumbre (1, 2, 3 y 4).

Determinación de la variabilidad morfológica y de la función de las gambas en especies forestales de la Fila La Gamba del Refugio de Vida Silvestre de Golfito

Ana María Conejo Barboza

El bosque muy húmedo tropical es característico de tierras bajas (250m.s.n.m.), la precipitación anual es mayor a los 4.000 mm. La vegetación es siempreverde aunque se dan algunas excepciones, es frecuente la presencia de árboles con gran altura y diámetro, muchos de ellos desarrollan gambas prominentes. Su condición tropical húmedo lo hace ser un ecosistema complejo donde la dinámica y estructura es difícil de entender (Robles et al. 2005).

La composición y distribución de este tipo de bosque es variable debido a las diferentes condiciones ambientales, como lo son el tipo de suelo, fuentes de agua, inclinación del terreno, altitud y exposición al viento, lo que influye directamente en el desarrollo de las especies de plantas y animales (Robles et al. 2005).

Las prolongaciones de los troncos de los árboles se denominan de manera común como gambas o aletones, son caracteres que se desarrollan más en ambientes tropicales. La formación de las gambas parece depender del ambiente donde crezca el árbol y de la especie (Warren et al. 1988).

Una de las teorías que se manejan respecto a la formación de estas estructuras es que son una respuesta al estrés fisiológico de ambientes húmedos y que están determinadas por restricciones mecánicas en la base del tronco. La pendiente es un factor que puede influir en el desarrollo de estas estructuras, sin embargo, no es determinante ya que en terrenos donde no se presenta una pendiente pronunciada, de las gambas también alcanzan grandes dimensiones (Clair et al 2003).

A través de observaciones de campo se ha determinado que las gambas también podrían representar una forma de extender la capacidad de adquisición de nutrientes mediante la acumulación del mantillo en su interior (F. Bolaños com. pers.).

De esta manera el objetivo de este trabajo es caracterizar la variación en la morfología y disposición de las gambas así como determinar la función a nivel general que cumplen estas estructuras en relación a factores como la inclinación del terreno, acumulación de mantillo, y la edad de los árboles de la Fila La Gamba, del Refugio de Vida Silvestre de Golfito.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó entre los días 17 de enero y 4 de febrero de 2008. Se muestrearon los árboles que presentaran o no gambas, encontrados al azar en la parcela de la Fila La Gamba, ubicada en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito, Costa Rica.

Para cada individuo encontrado, previamente se tenía la identificación y la medida en centímetros del diámetro a la altura del pecho (DAP). Para los individuos que presentaban gambas se determinó con un clinómetro el porcentaje de la pendiente. Se midió en centímetros la altura y largo de cada gamba para calcular el área ($\text{altura} \times \text{largo} / 2$), así como su orientación con respecto al norte con una brújula. Se determinó la altura de mantillo para cada gamba y se clasificaron según su disposición respecto a la pendiente como: "hacia" cuando la gamba se encontraba a favor de la pendiente, "contra" cuando estaba opuesta a la pendiente y "plano" cuando no presentaba pendiente. Las gambas se clasificaron según su forma como: "recta",

“espiral” y “sigmoidal”, el largo de estas dos últimas formas se midió con una cinta métrica flexible para minimizar el error (Fig. 1).

Se analizaron el total de individuos encontrados así como a la especie que tenía mayor número de individuos (Cuadro 1).

Para relacionar la presencia o ausencia de gambas respecto a la edad del árbol se hizo una prueba T-student tomando como indicador de la edad el diámetro a la altura del pecho.

Mediante una regresión se determinó si el diámetro a la altura del pecho estaba relacionado con el número de gambas por árbol y con esta misma prueba también se relacionó la altura del mantillo con el área de la gamba, estos análisis se realizaron únicamente con el total de individuos.

Para ver si la orientación de las gambas están azarosamente distribuidas alrededor del árbol se calculó un promedio circular y se realizó una prueba de Rayleigh para probar uniformidad.

Con una prueba de Chi cuadrado se determinó si hay un tipo de forma (recta, espiral o sigmoidal) que predomine hacia o contra la pendiente. Finalmente, para ver si hay diferencias en la cantidad de área de las gambas que el árbol dispone a favor o en contra de la pendiente se realizó un Análisis de Covarianza (ANCOVA) usando como covariable el DAP.

Resultados

En total se muestrearon 159 individuos distribuidos en 82 especies, 100 individuos presentaron gambas mientras que 59 no. Las especies más abundantes fueron *Vochysia allenii* y *V. ferruginea*. Se encontró que algunos individuos de la misma especie podían presentar o no gambas, como por ejemplo: *Pausandra trianae*, *Trattinnickia aspera* y las especies abundantes ya mencionadas. Mientras que en otras especies como *Peltogyne purpurea* y *Protium sp* no se encontraron individuos con estas estructuras (Cuadro 1).

Al relacionar la presencia y ausencia de gambas con el diámetro a la altura pecho se vio que la edad del árbol influye en el desarrollo de estas estructuras, tanto a nivel general ($F= 21.9$, $gl= 1$, $p<0.0001$) como en *V. allenii* ($F=3.8$, $gl= 1$, $p<0.05$) (Fig. 2). Se encontró a nivel general que hay diferencia en la frecuencia de las formas de las gambas dependiendo de si la gamba esta hacia o contra la pendiente ($X^2=14.17$, $gl=2$, $p<0.0001$), lo cual también se observó en *V. allenii* ($X^2=7.07$, $gl=1$, $p<0.05$) (Cuadro 2 y 3).

Se encontró que la altura del mantillo no esta relacionada con el área de la gamba ($R^2= 0.003$, $F=0.937$, $gl=1$, $p>0.05$) (Fig. 3), mientras que el número de gambas tiene una relación positiva con el diámetro a la altura del pecho, ambos parámetros incrementan de forma simultanea ($R^2= 0.423$, $F=53$, $gl=1$, $p<0.001$) (Fig. 4).

La orientación de las gambas resultó tener una distribución aleatoria alrededor del tronco considerando todas las especies forestales encontradas (Rayleigh test: $R= 33.22$, $z=2.99$, $n=369$, $0.1<p<0.05$).

En general el área de las gambas a favor de la pendiente es mayor ($F=5.90$, $gl=2$, $p<0.05$), mientras para *V. allenii* la diferencia no es significativa ($F=1.24$, $gl=1$, $p=0.28$) sin embargo si existe una tendencia (Fig. 5).

Discusión

La presencia de gambas como de otras adaptaciones morfológicas en las especies forestales de los bosques tropicales húmedos tiene un componente genético y ambiental (Villars 1970). En este tipo de bosque hay especies como es el caso de *Peltogyne purpurea* y *Protium sp* que en este estudio no se encontró que desarrollen gambas a pesar de las condiciones ambientales, lo cual no significa que no tengan la capacidad de desarrollarlas, o que como otras especies tengan otro mecanismo de soporte, por ejemplo especies en donde las extensiones y longitud de sus raíces les permiten compensar el equilibrio (Villars 1970).

Con respecto a la distribución sistemática de las gambas, en el África Tropical húmeda se pueden observar varias familias como Moraceae (*Ficus*), Sterculiaceae (*Sterculia*), Caesalpinaceae (*Cynometra*) y Combretaceae (*Terminalia*) (Villars 1970), mientras que en América del Sur las gambas son comunes en géneros y especies como *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), *Sloanea* (Elaeocarpaceae), *Andira retusa* (Papilionaceae), *Vochysia* (Vochysiaceae) (Villars 1970), entre otros que se incluyen dentro de la lista de especies encontradas en este trabajo.

La forma de las gambas puede ser característica de cada especie y se utilizan de forma empírica para la identificación, de esta forma se han mencionado en claves dicotómicas pero sólo para una región dada (Villars 1970). Sin embargo en la literatura no se encontró un reporte de una forma específica según la orientación que estas estructuras posean, sin embargo es de esperar que tenga relación a la anatomía de la madera según la especie, el tipo de suelo y otros factores que sería importante discutir en trabajos posteriores.

Las gambas tienden a ser mas grandes en árboles que crecen en suelos débiles y fangosos, inundados o donde hay una capa muy delgada de humus (Clair et al. 2003). A pesar de que las gambas tienen una orientación aleatoria alrededor del tronco como se determinó en este trabajo, se ha encontrado que se extienden más en la cara del tronco que recibe el viento, es decir, que el área probablemente incrementa a favor del viento (Clair et al. 2003), aunque no se tomó la dirección del viento, con este dato se podría relacionar la tendencia de las gambas del sitio de estudio en desarrollar una mayor área en una dirección específica.

En estudios previos se determinó que el número de gambas esta relacionado con el DAP del árbol (Zúñiga 2005), básicamente debido a que conforme el tronco aumenta de tamaño necesita mayor soporte. De esta manera se van desarrollando a través de los años, a partir del crecimiento lateral del parénquima (Chapman et al. 1998). Este patrón se observó nuevamente, básicamente la tensión y la exposición a diversos factores como el viento, aumentan con la altura y el diámetro a la altura del pecho, y por esta razón necesitan desarrollar mayor numero de gambas que compensen el estrés que pueda generar los factores anteriormente mencionados.

También se ha encontrado que la extensión de las gambas esta correlacionado con la textura, profundidad del suelo y como ya se mencionó la dirección de los vientos (Clair et al. 2003). En un estudio realizado en este mismo sitio, se determinó que el desarrollo de las gambas no esta relacionado significativamente con la pendiente (Zúñiga 1995), sin embargo otros trabajos, han encontrado que existe una tendencia a que las gambas hacia la pendiente tengan una mayor área, y esto puede deberse básicamente a estabilidad y soporte (Bourg et al. 2007).

Se puede concluir que la presencia y variación de las gambas depende inicialmente de la disposición o capacidad de la especie en desarrollarlas en ambientes

que lo requieran, de esta forma las características del sitio de estudio es importante con respecto a composición de suelo y factores climáticos en general.

Bibliografía

- Bourg, A. Gómez, J. Murillo, G. y J. May. 2007. Influencia de la pendiente en la estructura de las raíces fúlcreas y gambas en un bosque tropical húmedo. Curso de Biogeografía. Escuela de Geografía. Universidad de Costa Rica. 6 p. (Mimeografiado).
- Clair, B., M. Fournier, M.F. Prevost, J. Beauchene y S. Bardet. 2003. Biomechanics of buttressed trees: bending strains and stresses. *American Journal of Botany*. 90:1349-1356.
- Chapman, C.A, L. Kaufman y L. J. Chapman. 1998. Buttresses formation and directional stress experienced during critical phases of tree development. *Journal. Tropical. Ecology*. 14: 341-349.
- Robles, T; R. Ortiz y J.L. Gómez. 2005. Aspectos generales del bosque del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. En: Lobo, J y F. Bolaños (eds.). *Historia Natural de Golfito Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad. Santo Domingo de Heredia. Costa Rica. 264p.
- Villars, G. 1970. Introduction A la phytogeographie des pays tropicaux. Collection Internationale sous la direction de C. Delamone De boutteville, París.
- Warren, S.D., H.L. Blach, D.A. Eastmond y W.H. Whale. 1998. Structural function of buttresses of *Tachigalia versicolor* . *Ecology*. 69: 532-536.
- Zuñiga, A. 2005. Estudio del desarrollo de gambas en tres especies de árboles: *Carapa guianensis*, *Peltogyne purpurea* y *Virola sp* y su relación con la pendiente del Terreno. En: F. Bolaños y J. Lobo (eds.). *Curso Biología de Campo*. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. Pp 75-80. (Mimeografiado)

Cuadro 1. Total de especies encontradas en la Fila la Gamba del Refugio de Vida Silvestre de Gofito según la presencia o ausencia de Gambas. *Especies que presentaron siempre gambas, **Especies que presentaron o no gambas.

Especie	Con Gambas	Sin Gambas	Total/Especie
<i>Acacia alleni</i> **	1	2	3
<i>Alchorneopsis floribunda</i> *	1	0	1
<i>Andira inermis</i> *	1	0	1
<i>Apeiba tibourbou</i> *	2	0	2
<i>Ardisia dodgei</i>	0	1	1
<i>Brosimum guianense</i>	0	1	1
<i>Brosimum loctecens</i> *	1	0	1
<i>Brosimum sp.</i> *	1	0	1
<i>Brosimum utile</i> **	1	2	3
<i>Calophyllum sp.</i>	0	1	1
<i>Carapa guianensis</i> *	4	0	4
<i>Castilla tunu</i> *	1	0	1
<i>Chromolucuma rubriflora</i> *	1	0	1
<i>Coccoloba standleyana</i>	0	1	1
<i>Compsonera sprucei</i>	0	1	1
<i>Copaifera camibar</i> **	1	1	2
<i>Cordia lucidula</i>	0	2	2
<i>Croton sp.</i>	0	1	1
<i>Croton tenuicaudatus</i>	0	1	1
<i>Cynometra retusa</i> *	1	0	1
<i>Dendropanax sp.</i> **	2	1	3
<i>Duroia costaricense</i>	0	3	3
<i>Dussia macrophyllata</i> *	2	0	2
<i>Eschweilera sp.</i>	0	1	1
<i>Ficus tonduzi</i> *	1	0	1
<i>Goethalsia meiantha</i> *	1	0	1
<i>Guarea cf. Grandifolia</i> *	1	0	1
<i>Guatteria amplifolia</i> *	4	0	4
<i>Hasseltia sp.</i> *	1	0	1
<i>Henriettea odorata</i>	0	2	2
<i>Henriettea tuberculosa</i> **	1	1	2
<i>Hirtella sp.</i> **	1	1	2
<i>Humiriastrum diguense</i> *	2	0	2
<i>Inga polita</i> *	1	0	1
<i>Inga sp.</i> **	1	1	2
<i>Inga venustra</i> *	1	0	1
<i>Laetia procera</i> **	1	1	2
<i>Lozania pittieri</i> **	1	1	2
<i>Marila laxiflora</i> *	4	0	4
<i>Marila pluricostata</i> *	1	0	1
<i>Matayba oppositifolia</i> *	1	0	1
<i>Naucleopsis ulei</i> **	1	2	3

Especie	Con Gambas	Sin Gambas	Total/Especie
<i>Otoba novogranatensis</i>	0	1	1
<i>Parathesis acostensis</i> *	1	0	1
<i>Pausandra trianae</i> **	2	1	3
<i>Peltogyne purpurea</i> *	4	0	4
<i>Perebea sp</i>	0	1	1
<i>Posoqueria coriacea</i>	0	1	1
<i>Pouteria aff. Laevigata</i> *	1	0	1
<i>Pouteria aff. Torta</i> *	1	0	1
<i>Pouteria laevigata</i> *	1	0	1
<i>Pouteria sp.*</i>	1	0	1
<i>Pouteria sp.2*</i>	1	0	1
<i>Pradosia atrovioleacea</i> *	1	0	1
<i>Protium aracouchini</i> *	2	0	2
<i>Protium ravenii</i> *	1	0	1
<i>Protium sp*</i>	5	0	5
<i>Psychotria sp.**</i>	1	1	2
<i>Pterocarpus af. Hayesi</i> *	1	0	1
<i>Randia gentryi</i>	0	1	1
<i>Rinorea hummelii</i>	0	1	1
<i>Rinorea sp.*</i>	2	0	2
<i>Simarouba amara</i>	0	2	2
<i>Sloanea picapica</i> *	1	0	1
<i>Sterculia recordiana</i>	0	2	2
<i>Symphonia globulifera</i> *	1	0	1
<i>Tachigali versicolor</i> *	1	0	1
<i>Talisia nervosa</i>	0	1	1
<i>Teobroma sp.</i>	0	1	1
<i>Terminalia amazonia</i> *	2	0	2
<i>Tetragastris panamensis</i> *	2	0	2
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	0	1	1
<i>Trattinnickia aspera</i> **	2	1	3
<i>Trichilia septentrionali</i> *	2	0	2
<i>Virola guatemalensis</i>	0	1	1
<i>Virola koschnyi</i> *	2	0	2
<i>Virola sebifera</i>	0	1	1
<i>Virola surinamensis</i> **	1	1	2
<i>Vochysia allenii</i> **	6	11	17
<i>Vochysia ferruginea</i> **	10	1	11
<i>Xylopia sericophylla</i>	0	1	1
Total	100	59	159

Cuadro 2. Distribución de las formas de las gambas encontradas según su orientación respecto a la pendiente tomando en cuenta todas las especies.

Posición	Contra	Hacia	Total
Rectas	110	154	264
Espiral	13	49	62
Sigmoide	5	24	29
Total	128	227	355

Cuadro 3. Distribución de las formas de las gambas encontradas según su orientación respecto a la pendiente en la especie *Vochysia allenii*

Posición	Contra	Hacia	Total
Rectas	26	33	59
Espiral	0	10	10
Sigmoide	0	1	1
Total	26	44	70

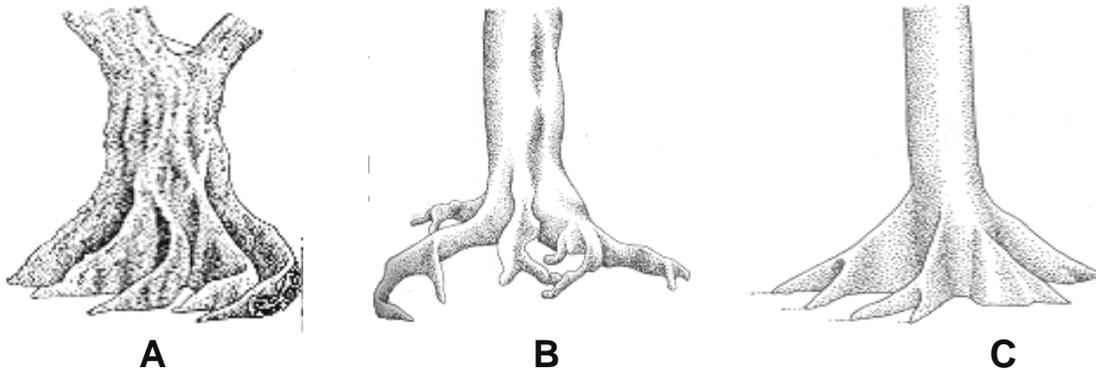


Fig.1: Clasificación de las formas de las gambas encontradas (A) espiral, (B) sigmoidal y (C) rectas.

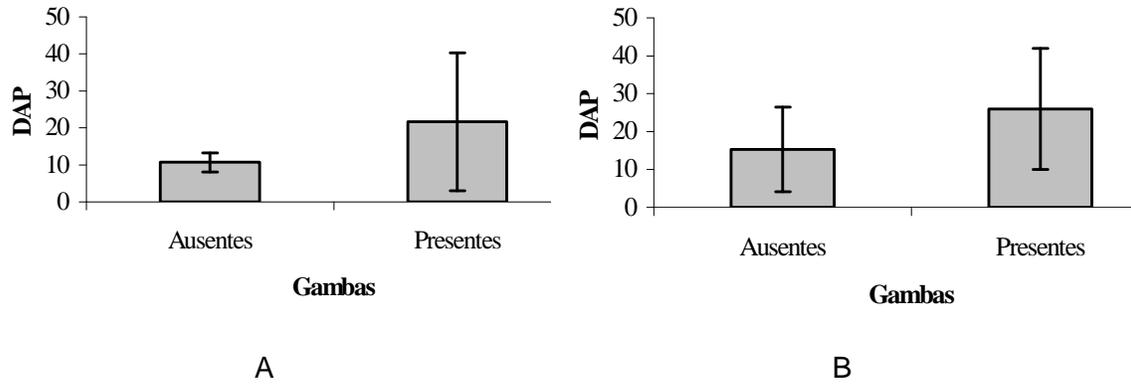


Fig. 2: Promedio y desviación estándar del diámetro (cm) a la altura del pecho, con respecto a la presencia y ausencia de gambas en *Vochysia allenii* (A) y en todas las especies encontradas (B).

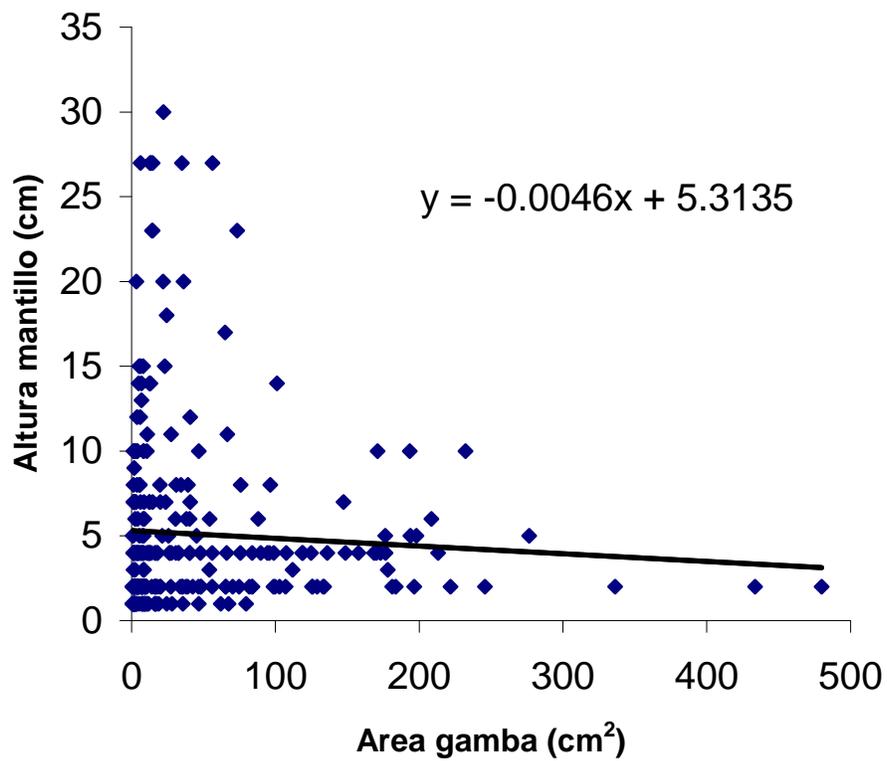


Fig. 3: Cantidad de mantillo según el área de cada una de las gambas encontradas en el total de árboles.

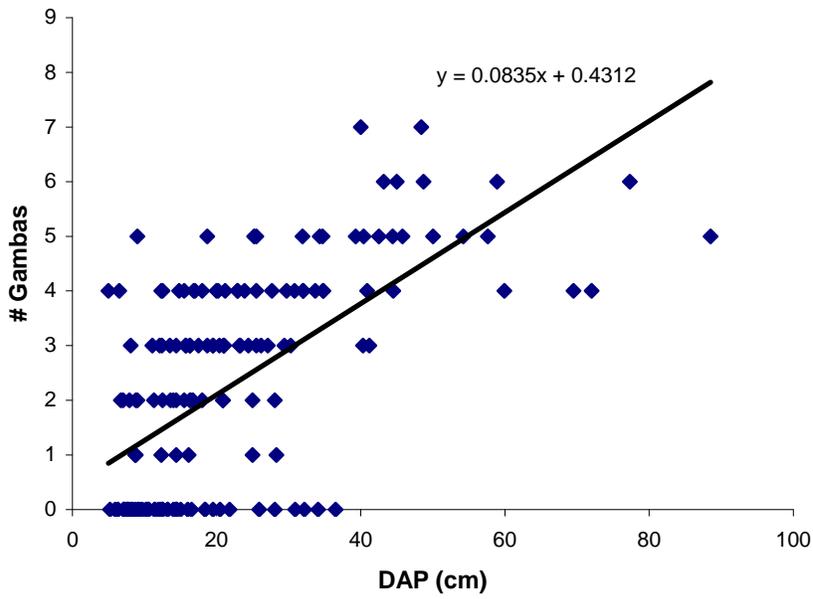


Fig. 4: Número de gambas presentes según el diámetro a la altura del pecho de cada una especies forestales encontradas.

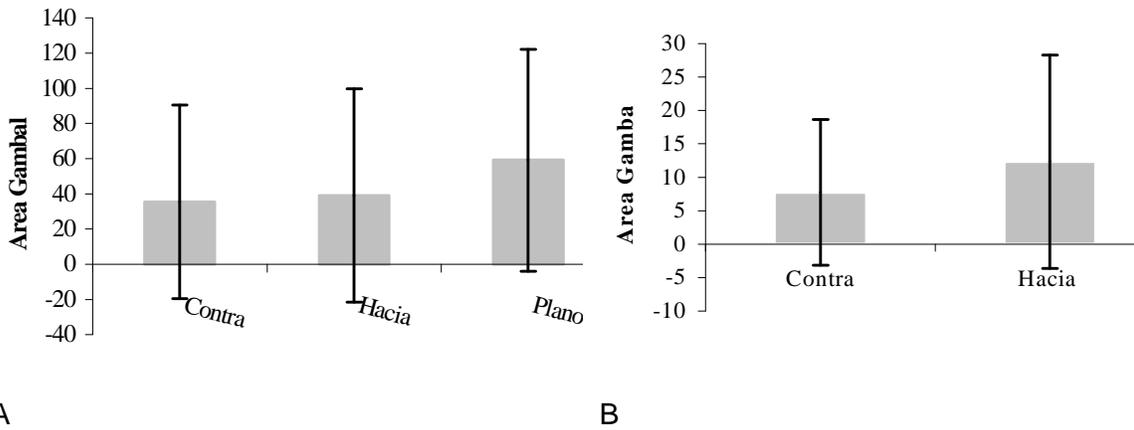


Fig. 5: Promedio y desviación estándar del área de la gamba (cm²) según la disposición respecto a la pendiente, (A) todas las especies analizadas y (B) *Vochysia allenii*.

Comparación de la diversidad y densidad de plantas en cuatro derrumbes de diferentes edades y su relación con la sucesión

Raquel Romero-Chaves

Los bosques tropicales, como los de la región de Golfito, son los más antiguos, diversos y ecológicamente complejos. Estos sostienen más de la mitad de todas las formas de vida del planeta, y brindan una serie de servicios ambientales que incrementan su valor como lo son la captación de agua, el mantenimiento del suelo, fijación de CO₂, entre otros (Meli 2003). En los bosques tropicales no alterados existe una serie de atributos como una alta diversidad de fauna y flora, gran complejidad estructural y una variedad de procesos ecosistémicos (Bennett 2004). Se ha comprobado que las relaciones entre especies y de estas con su ambiente son muy estrechas, y además muy sensibles a perturbaciones de origen natural (huracanes, terremotos, etc.) o de origen antropogénico (deforestación, contaminación, etc.).

A pesar de los impactos que puedan afectar los bosques, estos continúan teniendo una gran capacidad autoregenerativa, que ocurre gradualmente mediante procesos de sucesión natural (Bradshaw 1987). La sucesión natural se define como un proceso ordenado y “predecible” (respecto al tipo y características de las especies que se desarrollan a lo largo del tiempo), que transforma un área alterada o nunca antes ocupada, en una comunidad climax (Kramer et al. 2005, Young et al. 2005). Una comunidad así, tiene una vegetación tolerante a las condiciones ambientales de la zona, hay equilibrio entre la toma de nutrientes y el retorno de estos por la caída de las hojas, presenta gran diversidad de especies, una estructura espacial bien desarrollada y cadenas alimenticias complejas.

Las perturbaciones marcan el inicio de la sucesión, ya que altera las comunidades, cambia la disponibilidad de recursos o sustratos y crea oportunidades para nuevos individuos o poblaciones, (Smith y Smith 2000). Un claro ejemplo de esto son los derrumbes, los cuales se clasifican como un tipo de sucesión conocida como secundaria, que es la que se da en sitios previamente ocupados por vida vegetal y animal, y surge después de las perturbaciones (Smith y Smith 2000). Los derrumbes son relativamente comunes en pendientes de bosques debido a las particularidades geomorfológicas (como suelos poco profundos y de textura pesada, tipos de piedra débiles, y topografía altamente quedrada) y los factores climáticos como lluvias torrenciales (Guariguata 1990)

Los derrumbes constituyen una fuente importante de perturbación en los bosques tropicales y suelen involucrar el levantamiento parcial o total de la tierra, provocando la remoción de los horizontes A y B (en muchos casos), dejando sólo el material parental expuesto (Fetcher *et al.* 1996) Esto implica que se eliminan todo tipo de vegetación y que al final se tiene un banco de semillas muy pobre, un sustrato inestable, faltan inoculaciones de micorrizas (importante en el establecimiento de muchísimas plantas) y los suelos poseen niveles bajos de nutrientes (Dalling y Tanner 1995, Arimachalam y Upadhyaya 2005). A pesar de esto, hay autores que han reportado que los derrumbes son importantes pues crean los escenarios evolutivos para la especialización en “nichos de regeneración” (Lawton y Putz 1988) de especies específicas de derrumbes, o cierto gremios de especies, además de que determinan la estructura del bosque. (Dalling y Tanner 1995).

El objetivo de este trabajo es la comparación de derrumbes de diferentes edades para poder comprender mejor ese proceso “predecible” que se lleva a cabo luego de una perturbación tan fuerte como esta, caracterizando cada sitio con la diversidad de plantas y

factores como hojarasca, pendiente y profundidad del suelo, que puedan influir en este mecanismo. Esto es de suma importancia debido a que el producto de este conocimiento se puede aplicar en un futuro a la restauración de laderas y en el control de la erosión del suelo, para así evitar más deslizamientos.

Metodología

El muestreo se realizó los días 25, 26 y 27 de enero y 3 y 4 de febrero del presente año en Golfito, Puntarenas, lugar que se clasifica en la zona de vida de Bosque Tropical Húmedo, con una precipitación anual de 4500mm y una temperatura superior a los 25 °C. (Hartshorne, 1991). Se escogieron cuatro derrumbes diferentes de la zona. El primero, llamado "Hospital" se encuentra detrás del Hospital y sucedió a finales de Agosto del año 2007; el segundo, "Km. 5", se encuentra cerca del poblado en el Kilómetro 5 y se dio en octubre de ese mismo año; el tercero, "Gamba", se ubica a un lado del camino que va hacia la Gamba, como a 1km de Ureña y es de hace 8 meses; y el cuarto o "UCR", sucedió hace año y medio o dos años y se encuentra atrás del comedor de las instalaciones de la Universidad de Costa Rica.

En los derrumbes se hicieron cuadrículas de 10m de longitud y diferentes medida de ancho dependiendo de la accesibilidad al mismo, cada una separada por 10m de la siguiente (si el derrumbe se prestaba a realizar mas de una cuadrícula). De esta forma, en el primer derrumbe se muestrearon cuatro cuadrículas para un total de 310 m², en el tercero dos con un total de 123.7 m² y en el segundo y cuarto solamente una, con 37.8 m² y 40 m² muestreados respectivamente.

En cada una de estas cuadrículas se tomaron todas las plantas presentes mayores a 5 cm de longitud (de la base del tallo al inicio de la lámina de la hoja más larga), y se les dio un código para su posterior identificación por medio de un representante de la morfoespecie. Además se les tomaron los datos de altura, si la planta era recién germinada (nueva) o si era un rebrote de una planta sobreviviente del derrumbe; si el tipo de sustrato en que se encontraba era tierra o roca y si a simple vista se veía que se encontraba en un lugar plano o con inclinación. Aparte de esto, y para caracterizar cada uno de los sitios (derrumbes), en cada cuadrícula se llevaron a cabo mediciones de pendiente en forma de porcentaje con un altímetro, y profundidad del suelo y hojarasca con una barilla de hierro de 40 cm de largo. Esto se realizó dependiendo de la forma del derrumbe (si tenía una zanja en el medio y dos paredones laterales o si era sólo un paredón), tal y como se muestra en la figura 1.

Para determinar si existían diferencias en la densidad de plántulas (por 100m²) entre los derrumbes se aplicó una ANDEVA de una vía, y se le calculó la desviación estándar de acuerdo a la variación entre parcelas. Además, se determinó la similitud entre derrumbes en referencia composición de especies, por medio de índices de similitud de Jaccard (para las especies raras) y de Morisita (para las especies comunes); este último se complementó con un gráfico de conglomerados con el método de unión simple, con el fin de mejorar la apreciación del análisis.

En lo que respecta a los tamaños de las plantas, se compararon las que eran compartidas por dos o mas derrumbes y de estas se tomaron las que tuvieran como mínimo 3 individuos por derrumbe realizar un análisis (*Philodendron sp 2*, *Piper friederichstaly*, *Costus*, *Carludovica*, *Poaceae especie 2* y *Urera*). Si la especie estaba en 3 o más derrumbes el análisis se dio por medio de ANDEVA (seguido de Tukey para observar donde era exactamente que diferían), si la planta estaba en 2 derrumbes se aplicó T de student y por último, si el tamaño se presentaba en categorías se aplicó la Prueba exacta de Fisher. Hay que aclarar que a pesar que la especie 2 de Poaceae se

encontraba también en el derrumbe de la UCR, no se tomó cuenta para el análisis debido que eran solamente 2 individuos.

La pendiente, la hojarasca y la profundidad se analizaron para observar diferencias en estos datos entre derrumbes. Las primera dos se realizaron por medio de ANDEVAS, de nuevo seguido de la prueba de Tukey con el fin de ver donde era que diferirían exactamente; mientras que a la profundidad se le aplicó una G (por tener 2 categorías) y Prueba exacta de Fisher para ver las diferencias.

Resultados

En total para los cuatro derrumbes se contabilizaron 45 familias y 98 especies de plantas (Cuadro 1). Para el derrumbe Hospital se encontraron un total de 29 familias y 46 especies, siendo las más comunes Maranthaceae (con especie 2, 35 individuos) y Araceae (con *Dieffenbachia* sp 1, 26 individuos). En el del Km. 5 se encontraron 4 familias y 5 especies, donde Poaceae (especie 2, 6 individuos) y Euphorbiaceae (*Chamaesyce hipericifolia*, 5 individuos) fueron las más comunes. Para el derrumbe de La Gamba se encontraron 22 familias y 38 especies, de las cuales las más comunes fueron Asteraceae (*Neurolaena*, 90 individuos) y Poaceae (especie 3, 46 individuos). Y por último, en el de la UCR se encontraron 23 familias y 32 especies, de las cuales Zingiberaceae (*Edichium coronarium*, 30 individuos) fue la más común seguida de Solanaceae (*Solanum*, 13 individuos).

La densidad de individuos por cada 100m² para el derrumbe Hospital fue de 74.1 (± 24.9), para el del Km.5 47.6 (± 0), para La Gamba 350.8 (± 35.2) y para el de la UCR 362.5 (± 0). Además se comprobó que esta densidad es diferente en cada uno de los derrumbes ($F= 66.029$, $gl= 3, 4$; $p= 0.001$) (Fig. 2)., debido a que esta es mayor en la UCR, seguido de la Gamba, el Hospital y el Km. 5 Por otro lado, según los índices de Morisita y Jaccard, los derrumbes que son más similares respecto a la composición de especies son el de la Gamba y el Hospital, y los menos similares son el del Hospital y el del Km. 5 (Cuadro 2, Fig. 3).

Referente a los tamaños de las plantas encontradas, en el cuadro 3 se ve el rango de tamaños de las especies compartidas por dos o más derrumbes. Los análisis demostraron que hay individuos que no difieren significativamente de tamaño entre los derrumbes, como *Philodendron* ($t= -0.309$, $gl=8$, $p= 0.765$) *Piper friederichstaly* ($t= 1.730$, $gl=4.8$, $p= 0.146$) y *Carludovica* ($F= 2.250$, $gl= 2, 18$; $p=0.134$). Mientras que otras si tienen tamaños diferentes dependiendo del derrumbe en que están, como *Urera* (Prueba exacta de Fisher $p <0.001$) o *Poaceae sp2* ($t= -6.678$, $gl=34.1$, $p<0.001$) Lo mismo sucede con *Costus* ($F= 19.619$, $gl= 2, 13$; $p<0.001$) donde las diferencias se ven entre el derrumbe del Hospital y la UCR (Turkey <0.001) y La Gamba y la UCR (Turkey <0.001)

Las caracterizaciones de los sitios referentes a hojarasca, profundidad y pendiente presentan el en Cuadro 4, donde derrumbe de la UCR es el que presenta los valores mas altos para las tres características. La hojarasca de los derrumbes fue diferente ($F= 154.174$, $gl= 3, 44$; $p<0.001$), debido a que ésta en la UCR es diferente respecto al Hospital, al Km. 5 y a la Gamba (para todos Tukey $p<0.001$).

Por otra parte, la profundidad también es diferente entre los derrumbes ($\chi^2= 28.67$, $gl= 3$, $p<0.001$), y no hay diferencias entre el Hospital y el Km.5 (prueba exacta de Fisher $p=0.553$) ni entre la Gamba y UCR (prueba exacta de Fisher $p=0.515$). Al comparar los cuatro derrumbes respecto a la pendiente se puede observar que esta es diferente ($F= 10.311$, $gl= 3, 39$; $p<0.001$), principalmente debido a la pendiente del Hospital comparada con la del km. 5 (Tukey $p=0.022$) y al de la UCR (Tukey $p=0.003$), y la de la Gamba con la del Km. 5 (Tukey $p=0.002$) y la de la UCR (Tukey $p<0.001$).

Por último, en el cuadro 5 se presentan los datos que muestran si la planta se encontraba en un sustrato rocoso, si era un rebrote y si se encontraba en pendiente. En este se puede ver que en lo que respecta a la pendiente, de los 81 géneros tan sólo *Brosimum* y *Crassocephalum* no se encuentran en algún tipo de pendiente; mientras que 25 presentaron rebrotes y 14 se encontraron en roca. Hay géneros que no salen mostrados en este cuadro, debido a que presentaban todas las características alternativas a las antes mencionadas.

Discusión

Como se pudo observar, cada uno de los derrumbes presenta un número total de especies diferentes, siendo el del Hospital el que posee más, seguido de La Gamba, UCR y el km.5. Además las familias más representativas en cada uno de estos difieren entre sitios. La densidad de los individuos fue mayor conforme aumenta la edad del derrumbe y hay ciertas plantas que poseen tamaños diferentes entre los sitios, como *Poaceae sp.*, *Urera* y *Costus*. También es el derrumbe más antiguo (UCR) el que presenta los valores de pendiente, hojarasca y profundidad más altos y las estas características demostraron ser diferentes entre los derrumbes. Respecto a la pendiente para los individuos, casi todos los géneros (a excepción de *Brosimum* y *Crassocephalum*) se encuentran en algún tipo de pendiente, mientras que 25 géneros presentaron rebrotes y 14 se encuentran creciendo sobre roca (ambas características presentes en porcentajes variables).

Ya es conocido que el número de especies de plantas que crecen en los bosques tropicales lluviosos es mayor al encontrado en cualquier otro sitio (Peña *et al.* 2005) y mundialmente se considera que posee la mayor diversidad por unidad de área. Es esto lo que hace que en la zona de Golfito haya mucha abundancia y diversidad de vegetación (Lobo y Bolaños 2005). Lo anterior, junto con el hecho de que la comunidad de plantas es capaz de responder rápidamente después de una gran perturbación (naturaleza dinámica del bosque (Guariguata 1990)) puede explicar la cantidad de familias y especies encontradas en cada uno de los sitios

Durante el proceso de sucesión que ocurre en un bosque en regeneración se dan cambios en la estructura de la vegetación, fisionomía y composición florística (Saldarriaga *et al.* 1988; Fournier 1989, Wali 1999 y Chazdon *et al.* 2003). Sin embargo esto no se aprecia muy claro en este estudio debido a que la similitud para las especies de plantas encontradas son semejantes (Cuadro 2) a la encontradas en un estudio realizado por M.G. Gei en el curso de Biología de Campo del 2005, para el bosque del Naranjal con la Quebrada La Gamba y con la Fila La Gamba. Esto indica que en realidad la similitud entre derrumbes puede ser alta (por lo menos al comparar la diversidad encontrada en el derrumbe de la Gamba con el de La UCR y el Hospital que son los que más se acercan al Naranjal).

Al inicio de la sucesión, las especies que llegan a colonizar se les considera como pioneras, y se caracterizan por tener altas necesidades de luz, por ser de tamaño pequeño, tener una tasa de crecimiento alta y amplia dispersión, con muchísimas semillas dispersadas por viento (Smith y Smith 2000, Peña *et al.* 2005). Al principio estas especies generalmente nacen de una semilla latente en el suelo del derrumbe en lugar de hacerlo por medio de dispersión y juegan un papel importante durante la sucesión temprana posterior a la perturbación (Sauer y Struik 1964, Guariguata 1990). Es muy posible que muchas plantas encontradas en esta investigación sean plantas pioneras, como diferentes especies de *Mikania*, *Miconia*, *Cecropia*, *Piper* (*P. peltatum*), *Apeiba*, *Ochroma* y *Solanum* (Dalling y Hubbell 2002, Pearson *et al.* 2002). Con el tiempo, llegan a abundar las especies tardías en la sucesión, que son especies que necesitan de cierta cantidad de sombra para germinar, que tienen ciclos de vida largos, tasas de dispersión,

crecimiento y colonización menores, tamaños mayores y vidas más largas y semillas grandes principalmente dispersadas por animales. Tal es el caso de *Psycotria*, encontrado en forma de rebrote en La Gamba (Dalling y Hubbell 2002). Esto demuestra que el patrón de reemplazamiento de especies con el tiempo no es aleatorio (Smith y Smith 2000, Peña *et al.* 2005).

Como se ha mencionado anteriormente, los derrumbes son de diferentes edades según la gente local consultada en la zona de Golfito. Por lo tanto es posible que la densidad de individuos y tamaño de éstos sea diferente para cada derrumbe y que aumente junto con la edad (al igual que la diversidad), pues una característica de la sucesión secundaria es el incremento de la altura y densidad de las plantas colonizadoras (Smith y Smith 2000, Comín *et al.* 2001); Por lo tanto, esto explicaría el hecho de que la densidad se mayor en el derrumbe más antiguo, el de la UCR y menor en el Km. 5 debido a que es muy reciente. Aquí vale la pena aclarar que todos los derrumbes estaban rodeados por cobertura forestal (fuentes de propágulos), y la presencia o no de la cobertura no cambiaba entre derrumbes.

Sin embargo, y continuando con la explicación anterior, sólo para *Costus*, *Urera* y la especie 2 de Poaceae se da este tipo de lógica referido al tamaño. *Philodendron sp 2*, *Piper friederichstaly* y *Carludovica* no presentan diferencias entre derrumbes, pero esto se puede deber a que de las plantas analizadas son precisamente éstas las que poseen mayor porcentaje de rebrotes (cuadro 3 y 5), lo cual pudo influir en la semejanza de los tamaños, porque una planta ya instalada en un derrumbe nuevo podría alcanzar un tamaño mayor más rápido que una planta recién germinada en un lugar viejo.

Otro factor que se podría verse influenciado tanto por la edad como por la densidad de individuos es la cantidad de hojarasca encontrada, la cual se cree que tiene mucha influencia en la sobrevivencia de las plantas en el primer año de vida (Dalling y Hubbell 2002). El derrumbe de la UCR es el que presentó las mayores medidas para este factor producto de la mayor densidad de individuos, que permiten que los nutrientes circulen del suelo por las raíces y hacia el suelo por la materia orgánica muerta en forma de hojarasca (Commeraat *et al.* 2005, Lobo y Bolaños 2005). Esto produce a su vez una mayor cantidad de nutrientes como carbono y fósforo, tan importante en los derrumbes donde el crecimiento es en parte limitado por las concentraciones bajas de nutrientes (Dalling y Tanner 1995). Lo anterior es especialmente importante en Golfito, donde los suelos encontrados (Ultisoles) son por naturaleza muy arcillosos y pobres en nutrientes, lo que junto con las altas temperaturas y fuertes lluvias, los hacen poco capaces de retener una gran cantidad de nutrientes y agua (Lobo y Bolaños 2005).

Sin embargo también hay que tomar en cuenta los factores de la profundidad del suelo y la pendiente del derrumbe. Los derrumbes de la UCR y la Gamba son los que presentaron las mayores medidas profundidad, posiblemente debido a que la mayor densidad de individuos produce que la tierra también se vuelva más porosa y por lo tanto menos compacta (Rincón *et al.* 2000). Otra posible explicación es que la cantidad de tierra arrastrada por el derrumbe sea tan grande (sin arrastrar mucha roca) que influya en la profundidad encontrada en estos sitios (Conv. Pers. W. Eberhard). Respecto a la pendiente, este factor puede jugar un papel importante debido a que entre mayor sea la ésta más se dificulta el establecimiento de semillas y de materia orgánica por ejemplo. Esto es lo que puede estar afectando la densidad de individuos en el derrumbe del Km.5, porque ésta es muy baja al compararse con la del Hospital a pesar de ser de edades similares. Una aclaración importante es que a pesar de que la pendiente puede ser importante en lo referente al establecimiento de individuos, hay muchos casos documentados donde la pendiente no es en realidad un problema, como ocurre con *Inga*

spp., que pueden ser comunes en pendientes acentuadas, ya que se sostienen gracias a las gambas que poseen (Robles et al. 2005)

En lo que respecta a los rebrotes de plantas sobrevivientes, se sabe que éstos son más comunes en la zona más baja en algunos derrumbes recientes, pero el grado en que ellos contribuyen a la sucesión luego del derrumbe es insignificante, debido a que árboles desarraigados que brotan poco después que caen no sobreviven debido a que sus raíces están desconectadas de la tierra. En Panamá se ha reportado que este tipo de plantas no sobreviven después de cuatro años de regeneración post-derrumbe (Guariguata 1990). Por otra parte la poca cantidad de géneros encontrados creciendo sobre roca, se debe a que al ser ésta expuesta producto del derrumbe, posee pocos nutrientes. Por ejemplo, en el Km 5 y el Hospital la tierra en la zona más baja era la que poseía la gran mayoría de las especies de plantas encontradas, posiblemente por tener depósitos de materia orgánica y partes de plantas rotas; mientras que en la zonas superior del derrumbe suelo consistía en roca expuesta, donde casi ninguna planta puede establecerse (Guariguata 1990, (Fetcher *et al.* 1996).

Para finalizar y de acuerdo a los datos presentados anteriormente, se pueden establecer estrategias que ayuden a restaurar zonas con este tipo de perturbación, para evitar deslizamientos futuros y erosión de los suelos. Se ha demostrado que el crecimiento de plántulas en los derrumbes está limitado por el suministro de nutrientes; el suministro de agua y movimiento de la tierra, (Dalling y Tanner 1995). Así, se podría empezar por restaurar los nutrientes de la tierra, utilizando fertilizantes que contengan principalmente N_2 y P ya que refuerzan el crecimiento de especies pioneras bajo los niveles altos de luz encontrado en los derrumbes (Fetcher *et al.* 1996), lo cual podría facilitar la regeneración de las especies nativas y reconstrucción del ecosistema. (Arimachalam y Upadhyaya 2005). Si la utilización de fertilizantes no está disponible, entonces lo mejor puede ser usar especies que pueden sobrevivir bajo las condiciones de bajos nutrientes y la luz alta, como los miembros de los géneros *Miconia* y *Piper* (encontrados en esta investigación) (Fetcher *et al.* 1996), ya sea plantado en forma de semillas o como plántulas. Esto ayudaría en parte (si se siembran bastantes individuos y conforme avance la sucesión) a la estabilización de los suelos debido a que las raíces pueden tener un efecto positivo en la fuerza del suelo y será eficaz reduciendo los derrumbes (Dalling y Tanner 1995, Cammeraat *et al.* 2005).

Bibliografía

- Arimachalam, A. y K. Upadhyaya. 2005 Microbial biomass during revegetation of landslides in the humid tropics. *Journal of Tropical Forest Science* 17(2): 306-511
- Bennet, A. F. 2004. Enlazando el paisaje. El papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. Programa de conservación de bosques UICN. Conservación de los sistemas boscosos Serie N° 1. UICN. San José, Costa Rica. 276 pg.
- Bradshaw, A. 1987. Restoration: an acid test for ecology. Cambridge University Press. 23-29 pp.
- Cammeraat, E., R. Van Beek y A. Kooijman. 2005. Vegetation succession and its consequences for slope stability in SE Spain. *Plant and Soil* 278:135–147
- Comín, F., J. Romero, O. Hernández y M. Menéndez. 2001. Restoration of Wetlands from abandoned rice field for nutrient renewal, and biological community and landscape diversity. *Restoration Ecology* 9(2): 201-208.

- Chazdon, R. L., S. Careaga, C. Webb, & O. Vargas. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs*, 73(3): 331–348.
- Dalling, J. W. y E. V. Tanner. 1995. An Experimental Study of Regeneration on Landslides in Montane Rain Forest in Jamaica. *The Journal of Ecology* 83(1): 55-64.
- Dalling, J. W. y S. P. Hubbell. 2002. Seed Size, Growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *The Journal of Ecology* 90 (3): 557-568.
- Fetcher, N., B. L. Haines, R. A. Cordero, D. J. Lodge, L. R. Walker D. S. Fernandez y W. T. Lawrence. Responses of Tropical Plants to Nutrients and Light on a Landslide in Puerto Rico. *The Journal of Ecology* 84(3): 331-341.
- Fournier, L. A. 1989. Importancia de la reforestación natural en Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 13(1): 127-133.
- Gross, M. 2002. New Natures and Old Science: Hands-on Practice and Academic Research in ecological Restoration. *Science Studies* 15 (2): 17 - 35.
- Guariguata, M. R. 1990. Landslide Disturbance and Forest Regeneration in the Upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. *The Journal of Ecology* 78 (3): 814-832.
- Harstshom, G. 1991. En: D.H.Janzen (Ed). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica, San José-Costa Rica, p 43.
- Kramer, K., B. Brinkman, L. Kuiters & P. Verdonschot. 2005. Is ecological succession predictable? Theory and applications. Wageningen, Alterra, Alterra Report 1277. 80 pg.
- Meli, P. 2003. Restauración Ecológica de Bosques Tropicales. *INTERCIENCIA*. 28 (10): 581 – 589.
- Lawton, R. O. y F. E. Putz. 1988. Natural Disturbance and Gap-Phase Regeneration in a Wind-Exposed Tropical Cloud Forest. *Ecology* 69 (3): 764-777.
- Lobo, J. y F. Bolaños.. 2005. *Historia natural de Golfito, Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, Heredia Costa Rica, 264 p.
- Pearson T. R., D. F. Burslem, C. E. Mullins y J. W. Dalling. 2002. Germination Ecology of Neotropical Pioneers: Interacting Effects of Environmental Conditions and Seed Size. *Ecology* 83 (10): 2798-2807.
- Peña, J., A. Monroy, F. Álvarez y M. Orozco. 2005. Uso del efecto de borde de la vegetación para la
- Rincón, E., M. Alvarez, G. González, P. Huante y A. Hernández. 2000. Universidad Nacional Autónoma de México. En prensa.
- Robles, T., R. Ortiz y J. Gómez-Laurito. 2005. Aspectos generales del bosque del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. *In*: Lobo, J. y F. Bolaños (eds). *Historia natural de Golfito, Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, Heredia Costa Rica, 264p.
- Saldarriaga, J. G., D. C. West, M. L. Tharp & C. Uhl. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76: 938-958.

- Smith, R. L. y T. M. Smith. 2001. *Ecología*. 4ed. F. Mezquita y E. Aparici (trad.). Pearson Educación S.A. Madrid, España. 664 p.
- Wali, M. K. 1999. Ecological succession and the rehabilitation of disturbed terrestrial ecosystems. *Plant and Soil* 213: 195–220.
- Young, P., D. Petersen y J. Clary. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8: 662 – 673.

Cuadro 1. Densidad de individuos por 100m² encontrados de cada una de las plantas en los cuatro derrumbes. Golfito, 2008.

Familia	Especie	Hospital	Km. 5	Gamba	UCR	
Acanthaceae	<i>Hemigraphis colorata</i>	0	0	1.62	0	
	<i>Ruellia</i>	0.32	0	0	0	
	<i>Sanchezia</i>	0	0	0	15.0	
Actinidiaceae	<i>Saurauia</i>	1.61	0	0	0	
Anonaceae	<i>Anonaceae sp 1</i>	0.32	0	0	0	
Apocynaceae	<i>Mandevilla</i>	0.32	0	0	0	
Araceae	<i>Anthurium</i>	0.97	0	0	0	
	<i>Caladium</i>	1.93	0	1.62	0	
	<i>Dieffenbachia sp 1</i>	8.37	0	0	0	
	<i>Dieffenbachia sp 2</i>	4.50	0	0	0	
	<i>Philodendron sp 1</i>	3.54	0	0	0	
	<i>Philodendron sp 2</i>	1.61	0	4.85	0	
	<i>Spathiphyllum</i>	0.64	0	0	0	
	<i>Syngonium</i>	0.32	0	0	0	
	<i>Xanthosoma</i>	1.61	0	0	0	
	Araliaceae	<i>Dendropanax</i>	0.32	0	0	0
	Arecaceae	<i>Arecaceae sp 1</i>	0	0	1.62	15.0
Asteliaceae	<i>Asteliaceae sp 1</i>	0	0	0	5.0	
Asteraceae	<i>Asteraceae sp 1</i>	4.18	0	0	0	
	<i>Asteraceae sp 2</i>	0.32	0	0	0	
	<i>Asteraceae sp 3</i>	0	0	0	5.0	
	<i>Clibadium sp 1</i>	0	0	35.57	2.50	
	<i>Clibadium sp 2</i>	0	0	0.81	0	
	<i>Clibadium surinamence</i>	0	0	0	2.50	
	<i>Crassocephalum crepidioides</i>	0	0	0	2.50	
	<i>Mikania</i>	0	5.29	0	0	
Begoniaceae	<i>Neurolaena</i>	4.18	0	72.76	7.50	
	<i>Begonia</i>	0.64	0	0	0	
Bignoniaceae	<i>Bignoniaceae sp 1</i>	0.32	0	0	0	
Bombacaceae	<i>Ochroma</i>	0.32	0	0	0	
Bromeliaceae	<i>Werauhia</i>	0.32	0	0	0	
Caesalpinaceae	<i>Senna</i>	0	0	0	5.0	
Capparidaceae	<i>Cleome</i>	0.32	0	0	0	
Cecropiaceae	<i>Cecropia</i>	0	0	5.66	5.0	
Costaceae	<i>Costus</i>	1.61	0	5.66	10.0	
Cucurbitaceae	<i>Melothria</i>	0	0	0	2.50	
Cyclanthaceae	<i>Carludovica</i>	2.57	0	5.66	15.0	
Cyperaceae	<i>Cyperaceae sp 1</i>	0.32	0	19.40	2.50	
Dilleniaceae	<i>Davilla</i>	0	0	5.66	0	
Euphorbiaceae	<i>Caperonia</i>	0	0	0.81	0	
	<i>Chamaesyce hipericifolia</i>	0	13.2	0	0	
	<i>Chamaesyce hirta</i>	0	2.65	0	0	
	<i>Croton</i>	0	0	3.23	0	
	<i>Dalechampia</i>	0.32	0	0	0	
	<i>Manihot</i>	0	0	0	17.50	
	<i>Phyllanthus</i>	0	0	0	20.0	

Familia	Especie	Hospital	Km. 5	Gamba	UCR
	<i>Plukenetia</i>	0.32	0	0	0
	<i>Ricinus</i>	1.61	0	0	0
	<i>Sapium</i>	0	0	0.81	0
Gesneriaceae	<i>Chrysothemis</i>	0	0	0.00	20.0
Lamiaceae	<i>Hyptis</i>	0	0	23.44	0
Lauraceae	<i>Persea</i>	0	0	0	2.50
Loganiaceae	<i>Spigelia</i>	0.32	0	0	2.50
Lythraceae	<i>Cuphea</i>	0	0	2.43	0
Malvaceae	<i>Apeiba</i>	0.64	0	0	0
Marantaceae	<i>Calathea</i>	0.64	0	2.43	0
	<i>Marantaceae sp 1</i>	4.83	0	0	0
	<i>Marantaceae sp 2</i>	11.26	0	1.62	0
Melastomataceae	<i>Aciotis sp 1</i>	0	0	0	17.50
	<i>Aciotis sp 2</i>	0	0	3.23	0
	<i>Clidemia</i>	0	0	0.81	0
	<i>Leandra</i>	0	0	30.72	0
	<i>Miconia</i>	0	0	0	2.50
Meliaceae	<i>Trichilia schimilii</i>	0	0	0	2.50
Mimosaceae	<i>Inga sp 1</i>	0	0	0	5.0
	<i>Inga sp 2</i>	0.32	0	1.62	0
Mirthaceae	<i>Mirthaceae sp1</i>	0	0	0.81	0
Moraceae	<i>Brosimum</i>	0.32	0	0	0
Orchidiaceae	<i>Orchidiaceae sp 1</i>	0.32	0	1.62	0
Papilionaceae	<i>Pueraria</i>	0	0	0	2.50
	<i>Stizolobium parahyba</i>	4.83	0	0	0
Passifloraceae	<i>Passiflora</i>	0.32	0	0	0
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i>	0	0	0	15.0
	<i>Piper friedrichsthali</i>	0	10.58	3.23	0
	<i>Piper peltatum</i>	0.32	0	0	12.50
	<i>Piper sp 1</i>	0.64	0	0	0
	<i>Piperaceae sp 1</i>	0	0	0.81	0
	<i>Piperaceae sp 2</i>	0	0	4.04	0
Poaceae	<i>Poaceae sp 1</i>	0.97	0	0	0
	<i>Poaceae sp 2</i>	0	15.87	25.06	5.0
	<i>Poaceae sp 3</i>	0	0	37.19	0
	<i>Poaceae sp 4</i>	0	0	0	2.50
Rubiaceae	<i>Hemidiodia</i>	0	0	20.21	0
	<i>Psychotria</i>	0	0	0.81	0
	<i>Richardia scabra</i>	0	0	4.04	0
	<i>Rubiaceae sp 1</i>	0	0	1.62	0
	<i>Spermacoce</i>	0	0	2.43	0
	<i>Sabicea</i>	0	0	5.66	0
Sapindaceae	<i>Paullinia</i>	0	0	0.81	0
	<i>Serjania</i>	0.64	0	0	0
Solanaceae	<i>Cestrum</i>	0	0	0	2.50
	<i>Solanum</i>	0	0	0	32.50
Urticaceae	<i>Pilea</i>	0.32	0	0	0
	<i>Urera</i>	3.86	0	0	30.0
	<i>Urticaceae sp 1</i>	0.32	0	0	0

Familia	Especie	Hospital	Km. 5	Gamba	UCR
Verbenaceae	<i>Lantana</i>	0	0	13.74	0
	<i>Verbenaceae sp 1</i>	0	0	0	2.50
Zingiberaceae	<i>Hedychium coronarium</i>	0.32	0	0	75.0

Cuadro 2. Índices de similitud respecto composición de especies encontradas para los derrumbes. De la diagonal hacia arriba se reporta Morisita y hacia abajo Jaccard. Golfito, 2008.

SITIOS	Hospital	Km. 5	Gamba	UCR
Hospital		0.0000	0.1792	0.1189
Km. 5	0.0000		0.1492	0.0277
Gamba	0.1351	0.0488		0.0920
UCR	0.0986	0.0278	0.1290	

Cuadro 3. Rangos de tamaño (cm) para las especies compartidas entre dos o más derrumbes. Los espacios en blanco son los derrumbes donde no se encontraba la especie. Golfito, 2008.

Especie	Hospital	Km. 5	Gamba	UCR
<i>Caladium</i>	6 - 24.7		24.2 - 33.8	
<i>Philodendrum sp2</i>	6.2 - 36		13 - 39.5	
<i>Arecaceae sp 1</i>			6.3 - 10.8	7.5 - 22
<i>Clibadium sp1</i>			5.0 - 22	25
<i>Neurolaena</i>	4.5 - 13.3		5 - 25.8	> 100
<i>Cecropia</i>			6.0 - 37	45 - > 100
<i>Costus</i>	5.0 - 10		6.0 - 19	23.3 - 54
<i>Carludovica</i>	5.9 - 105		7 - 21.5	9.5 - 24
<i>Cyperaceae sp 1</i>	27		5 - 20.7	26
<i>Maranthaceae sp 2</i>	6 - 21.2		12.6 - 14	
<i>Calathea</i>	6.4 - 6.8		5 - 14.5	
<i>Orchidiaceae sp 1</i>	5		5.1	
<i>Piper friederichstaly</i>		21.5 - 64	5.0 - 30	
<i>Poaceae sp 2</i>		8 - 18.5	7.0 - 61	16 - 33
<i>Urera</i>	5.0 - 13			10 - > 100
<i>Edichium coronarium</i>	40			15.3 - > 100

Cuadro 4. Caracterización de los derrumbes en Golfito según diferentes variables físicas medidas (\pm DE). Golfito, 2008.

Característica	Hospital	Km. 5	Gamba	UCR
Profundidad (cm) ¹	0 - 38.2	3.5 - 13.5	7 - > 40	> 40
Hojarasca (cm) ²	0 - 2	0	0 - 2	7 - 8.9
Pendiente (%) ³	45.3 \pm 17.9	74.7 \pm 23.3	33.8 \pm 18	87 \pm 6

Cuadro 5. Porcentaje total de individuos (a nivel de género) que se encontraban en sustrato de roca, en pendiente y/o eran rebrotes en todos los derumbes. Golfito, 2008.

Género	Roca	Rebrotes	Pendiente	Género	Roca	Rebrotes	Pendiente
<i>Aciotis</i>	0	9.1	54.55	<i>Miconia</i>	0	0	100
<i>Anonnaceae sp 1</i>	0	0	100	<i>Mikania</i>	100	100	100
<i>Anthurium</i>	0	33.33	100	<i>Mirthaceae sp1</i>	0	0	100
<i>Apeiba</i>	0	0	100	<i>Neurolaena</i>	2.83	0	88.67
<i>Arecaceae sp 1</i>	0	0	62.5	<i>Ochroma</i>	0	0	100
<i>Asteliaceae sp 1</i>	0	50	100	<i>Orchidiaceae sp 1</i>	0	100	100
<i>Asteraceae sp 1</i>	23.07	0	100	<i>Passiflora</i>	0	0	100
<i>Asteraceae sp 2</i>	100	0	100	<i>Paullinia</i>	0	0	100
<i>Asteraceae sp 3</i>	0	0	50	<i>Philodendron</i>	0	40.91	59.209
<i>Begonia</i>	100	0	100	<i>Phyllanthus</i>	0	0	87.5
<i>Brosimum</i>	0	100	0	<i>Pilea</i>	100	0	100
<i>Caladium</i>	0	75	87.5	<i>Piper</i>	18.2	27.27	77.27
<i>Calathea</i>	0	0	80	<i>Piperaceae sp 1</i>	0	100	100
<i>Caperonia</i>	0	0	100	<i>Piperaceae sp 2</i>	0	60	100
<i>Carludovica</i>	0	14.28	80.95	<i>Plukenetia</i>	100	0	100
<i>Cecropia</i>	0	11.11	77.77	<i>Poaceae sp 1</i>	0	0	100
<i>Cestrum</i>	0	0	100	<i>Poaceae sp 2</i>	15.4	0	82.05
<i>Chamaesyce</i>	100	0	100	<i>Poaceae sp 3</i>	0	0	89.13
<i>Chrysothemis</i>	0	0	12.5	<i>Poaceae sp 4</i>	0	0	100
<i>Cleome</i>	0	0	100	<i>Psyctrotria</i>	0	100	100
<i>Clibadium</i>	0	0	91.49	<i>Pueraria</i>	0	0	100
<i>Costus</i>	0	12.5	62.5	<i>Richardia</i>	0	0	80
<i>Crassocephalum</i>	0	0	0	<i>Ricinus</i>	0	0	80
<i>Croton</i>	0	100	100	<i>Rubiaceae sp 1</i>	0	0	100
<i>Cuphea</i>	0	0	100	<i>Ruellia</i>	0	0	100
<i>Dalechampia</i>	0	100	100	<i>Sabicea</i>	0	0	100
<i>Cyperaceae sp 1</i>	0	0	92.3	<i>Sanchezia</i>	0	0	33.33
<i>Davilla</i>	0	85.7	85.7	<i>Saurauia</i>	0	0	60
<i>Dendropanax</i>	0	0	100	<i>Senna</i>	0	50	50
<i>Dieffenbachia</i>	2.5	0	80	<i>Serjania</i>	0	0	50
<i>Hedychium</i>	0	0	96.77	<i>Solanum</i>	0	0	15.38
<i>Hemidiodia</i>	0	0	72	<i>Spathiphyllum</i>	0	0	50
<i>Hemigraphis</i>	0	0	100	<i>Spermacoce</i>	0	14.29	85.71
<i>Hyptis</i>	0	3.45	86.21	<i>Spigelia</i>	0	0	100
<i>Inga</i>	0	0	60	<i>Stizolobium</i>	0	0	73.33
<i>Lantana</i>	0	0	100	<i>Urera</i>	20.8	4.17	62.5
<i>Leandra</i>	0	94.7	94.7	<i>Urticaceae sp 1</i>	0	0	100
<i>Mandevilla</i>	0	0	100	<i>Verbenaceae sp 1</i>	0	100	0
<i>Marantaceae sp 1</i>	0	0	100	<i>Werauhia</i>	0	100	100
<i>Marantaceae sp 2</i>	85.7	0	85.7	<i>Xanthosoma</i>	40	0	100
<i>Melothria</i>	0	0	100				

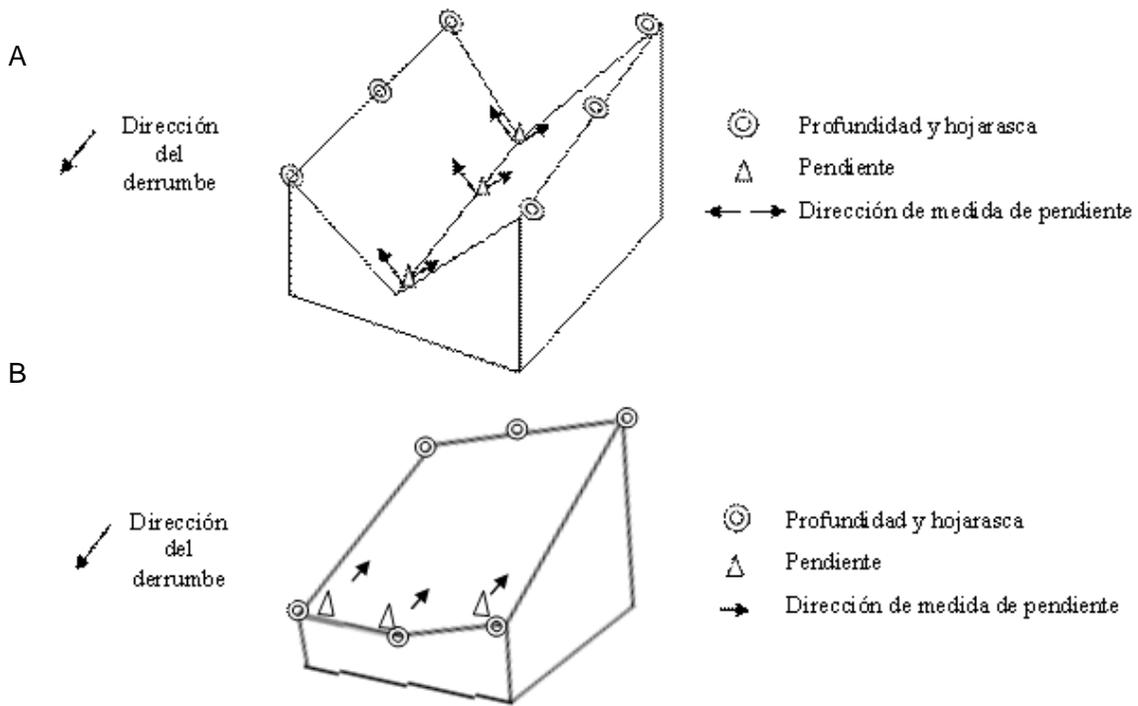


Fig. 1: Puntos donde se tomaron las variables de profundidad, hojarasca y pendiente en cada una de las cuadrículas. A. Derrumbes Hospital y Gamba, con dos paredones. B. Derrumbes Km. 5 y UCR, con un paredón. Golfito, 2008.

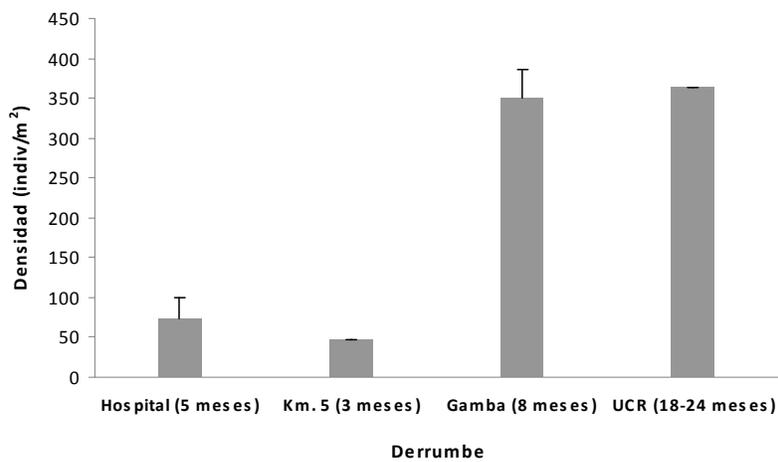


Fig. 2: Densidad de individuos presentes por 100m² (\pm DE), en cada uno de los diferentes derrumbes. Golfito, 2008.

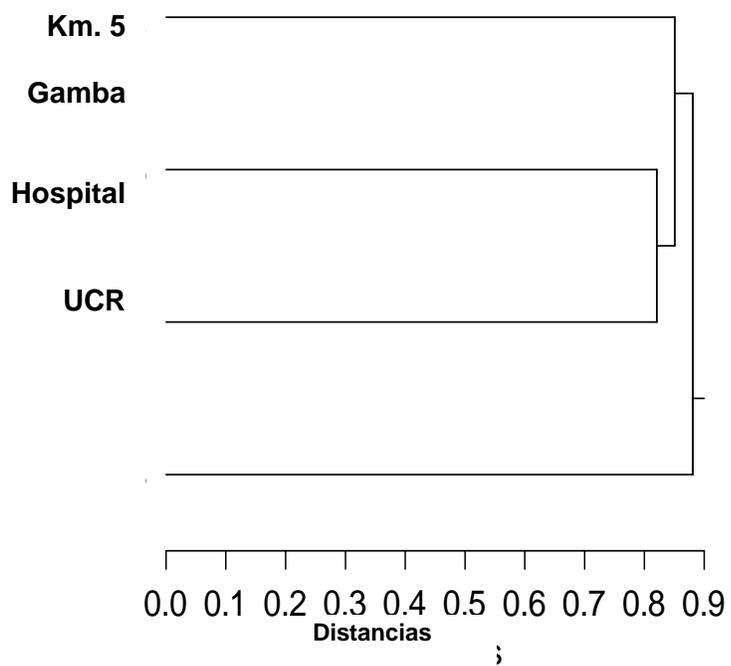


Fig. 3: Análisis de conglomerados para los diferentes derrumbes. Golfito, 2008.

Preferencias de las aves polinizadoras al comparar Zingiberales nativas y la especie exótica *Etlingera elatior* (Zingiberaceae)

Gisella Fernández

Los mutualismos entre plantas y animales, principalmente los de polinización y de dispersión de semillas, son frecuentes en la naturaleza, y son, en muchos casos, extremadamente importantes para la persistencia espacial y temporal de las especies involucradas (Aizen *et al.* 2002). Las especies vegetales podrían compartir sus polinizadores, lo que generaría competencia y afectaría el rendimiento de sus procesos individuales de polinización. Dicha competencia se reduce al disminuir el solapamiento fenológico, y al segregar la ubicación de las cargas de polen sobre el polinizador (Grases y Ramírez 1998).

En la actualidad existen fuertes presiones antropológicas sobre las áreas naturales de vegetación. Frecuentemente, se encuentran áreas fuertemente intervenidas (Grases y Ramírez 1998). A menudo, las plantas invasoras pueden llegar a triunfar a expensas de las especies nativas, debido a la competencia directa por recursos limitados; su establecimiento también podría verse acelerado al usurpar interacciones ecológicas claves de las cuales dependan las especies nativas (Ghazoul 2002). Por lo tanto, la presencia de especies introducidas pueden afectar negativamente los procesos de polinización de las especies nativas, en el caso de que los polinizadores fueran comunes (Grases y Ramírez 1998). La dinámica natural de la mayoría de las interacciones planta-polinizador pueden darse en función de la abundancia de recursos florales y en los cambios en la abundancia de plantas causados por un disturbio; éstos pueden llevar a una reestructuración de la red de interacción planta polinizador (Ghazoul 2004).

Las especies del orden Zingiberales comparten estructuras florales básicas, como las flores tubulares, por lo que en muchos casos pueden compartir polinizadores (Fuchs y Quesada 2005). En el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, por ejemplo, las marantáceas más comunes *Calathea lutea* y *C. crotalifera* florecen al mismo tiempo que *Heliconia danielsianna*, *H. pongonatha* y *H. latispatha*. Por ese motivo, durante estas épocas, estas especies pueden llegar a compartir las visitas de sus polinizadores (Fuchs y Quesada 2005).

Etlingera elatior, conocida como bastón de emperador, es nativa de Malasia donde ya no se le conoce en estado silvestre. Esta especie es ampliamente cultivada por su atractiva forma y sus inflorescencias y se le considera una de las plantas exóticas mejor conocidas. *E. elatior* florece continuamente a lo largo de todo el año y produce muchas flores. Se propaga principalmente por división del rizoma (Whistler 2000). La fructificación va de una coloración roja a amarilla y produce muchas semillas que al estar maduras son de color negro (Sierra en prensa). Sus polinizadores naturales son aves de la familia Nectariniidae y mariposas (Kittipanangkyl y Ngamriabsakul 2006). En el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, esta especie está reportada como invasora. Se supone que el bastón del emperador fue sembrado en el Naranjal a principios de los años 40, con el fin de delimitar senderos en una zona que había sido deforestada en su totalidad por los encargados de la bananera que operó ahí (Sierra en prensa).

El objetivo de este proyecto es comparar las Zingiberales nativas presentes en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito con *Etlingera elatior* en cuanto al número de infrutescencia, inflorescencias y vástagos nuevos. Además, se propone conocer la preferencia de las aves polinizadoras al comparar la frecuencia de visita de aves a las inflorescencias de las mismas, con la idea de determinar si estas características hacen de

E. elatior una especie más exitosa para permanencia en el sitio que las otras especies del mismo orden que se presentan en la zona.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó desde el 20 de enero al 5 febrero del 2008 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, en los sectores de El Naranjal (N 8° 39.290', W 83° 10.685') y la Cañaza (N 8° 39.644', W 83° 11.386').

En El Naranjal, se trabajó en ambos lados del sendero principal. El sitio había sido previamente reportado como "invadido" por *E. elatior* (Sierra en prensa), mientras que en la Cañaza, se trabajó a orillas del río, donde, aparentemente, *E. elatior* se ha establecido recientemente. En ambos lugares también estaban otras especies del orden Zingiberales tales como: *Calathea lutea*, *Heliconia wagneriana*, *H. latispatha*, *H. pogonantha* y *H. imbricata*. Para cada sitio, se escogió un total de 30 individuos del orden Zingiberales que estuvieran presentes a 5 metros de cada lado del sendero, y que presentaran flor o fruto. Se consideró como un individuo a todos los tallos con contacto entre sí en la parte superficial. A cada individuo se le identificó la especie y se le contó el número de infrutescencia, de inflorescencias y de vástagos nuevos.

Por planta, se escogieron 3 infrutescencias al azar; para cada una se contó el número de frutos en la primera semana de muestreo y en la última con la intención de cuantificar la depredación y la posible dispersión del fruto. En el primer conteo, se tomaron en cuenta sólo los frutos enteros que estuvieran en la infrutescencia. Para el segundo conteo, los frutos se clasificaron en enteros, comidos (cuando existía una presencia parcial del fruto) o faltantes (cuando difería al comparar con el dato obtenido inicialmente). Para el caso de *E. elatior*, se tomó el dato de la variación en el color de la infrutescencia (amarilla o roja), con el fin de observar si existen diferencias, tanto en cantidad de frutos producidos como en la depredación de los mismos.

Para las inflorescencias, se tomó sólo una inflorescencia al azar por planta. A ésta se le contó el número de flores presentes para conocer la diferencia de producción de las mismas, entre las especies. En el conteo de vástagos nuevos por individuo, se consideró para *E. elatior* si estos eran brotes de inflorescencias o de tallos. En los casos en los que esto no se pudo diferenciar se clasificaron como indefinidos.

Se comparó la preferencia del visitante en llegar a inflorescencias de especies nativas o de *E. elatior*. Para ésto, se cortaron inflorescencias de *C. lutea* y se colocaron junto a inflorescencias de *E. elatior*. Para las demás especies de plantas nativas, se hizo la comparación colocando a la par inflorescencias cortadas de *E. elatior*. La visitación de las aves se determinó mediante la observación directa; se observaron las inflorescencias focales por periodos de 30 minutos y se registró la especie del visitante, el tiempo de permanencia en la flor (en segundos) y la escogencia de los visitantes. Las observaciones se hicieron de 6:30am a 10:30am y de 1:00pm a 3:00pm. Para disminuir el efecto de la hora de muestreo, la escogencia del orden de observación de las plantas fue al azar.

Se utilizaron pruebas de T student para comparar el número de inflorescencias por especie, el número infrutescencias por especie, el número de las flores en una inflorescencia por especie, el número de vástagos en un individuo por especie y la depredación de los frutos de diferente color en *E. elatior*. Para comparar la preferencia de polinizadores por las dos especies de platanillas más abundantes se utilizaron pruebas de bondad y ajuste.

Resultados

Se registraron un total de 60 plantas de las familias Zingiberaceae Heliconiaceae y Marantaceae. Las especies más abundantes fueron *Etilingera elatior* y *Calathea lutea* con 29 y 23 plantas, respectivamente. Además, en el lugar había *H. wagneriana*, *H. latispatha*, *H. pogonantha* y *H. imbricata* pero en menor cantidad (Cuadro 1). Aunque la metodología está propuesta para todas las especies de Zingiberales presentes, las pruebas estadísticas sólo permitieron utilizar los resultados correspondientes a las dos especies más abundantes de Zingiberales y a las tres especies más abundantes de colibríes.

En general, a nivel de órganos reproductivos, se observaron diferencias entre *C. lutea* y *E. elatior* (Cuadro 2). La primera tiene más inflorescencias y no presentaba frutos, mientras que *E. elatior* tiene más flores por inflorescencia y más vástagos nuevos por planta.

Al analizar si existían diferencias a nivel del número de inflorescencias entre las especies se observó que *C. lutea* tiene mayor número de inflorescencias que *E. elatior* ($t=7.042$, $gl=50$, $p<0,001$, Cuadro 2), pero es inverso en cuanto al número de vástagos nuevos por planta ($t=-4.669$, $gl=49$, $p<0,001$, Cuadro 2). No hay diferencias en cuanto al número de flores por inflorescencia entre las dos especies ($t=-1.549$, $gl=50$, $p=0.128$, Cuadro 2).

Dado a que no se encontraron infrutescencias en *C. lutea* cuando se comparó la depredación, los frutos fueron comparados según la variación en coloración de *E. elatior*, y se encontró que hay una mayor producción de frutos por infrutescencia en la variación roja ($t=4.326$, $gl=39.4$, $p<0.001$, Fig. 1), pero no se encontró diferencia alguna en la depredación según su color ($t=-0.385$, $gl=40.1$, $p=0.702$, Fig. 2).

Ocho especies de colibríes visitaron las plantas muestreadas. De ellas, las más abundantes fueron *Amazilia decora*, *Elvira chionura* y *Phaethornis longuemareus* (Cuadro 3). Estas tres especies muestran una mayor preferencia por *E. elatior* que *C. lutea*, especialmente *E. chionura* ($\chi^2=10.040$, $gl=2$, $p=0.007$, Fig. 3).

Discusión

La interacción entre los disturbios antropogénicos, las especies exóticas, la polinización de especies nativas y la producción de frutos pueden ser extremadamente relevantes en la dispersión de las especies invasoras y en la regeneración de las especies nativas. El éxito de la población que permanece se debe a la constancia de la polinización de la flor, la cual se ve afectada por la densidad de flores. La disminución de la constancia floral, asociada con el aumento de la abundancia relativa de un competidor floral, tiene un impacto dual al reducir tanto la frecuencia en la visita como el éxito de polinización por el polinizador (Ghazoul 2002). Esto se demuestra en el caso de estudio al presentar *E. elatior* más flores por inflorescencia, vástagos nuevos y una mayor cantidad de visitas de posibles polinizadores, lo cual se vio reflejado en una mayor producción de frutos, por lo menos en esta época del año. Aunque *C. lutea* presentó una mayor cantidad de inflorescencias, según Linhart (1973), el número de flores abiertas puede llegar a ser más importante que el número total de inflorescencias. Por lo tanto, *E. elatior* puede competir satisfactoriamente por polinizadores, ya que pertenece al grupo de plantas que produce relativamente grandes cantidades de recursos florales o hacen que sus recursos estén disponibles por tiempos prolongados (Ghazoul 2002).

Cuando se comparó la preferencia, al ver la tasa de visita de posibles polinizadores, los colibríes mostraron una mayor preferencia por *E. elatior* que por la

especies nativas, incluso que por *C. lutea*. El principal polinizador de *C. lutea* es *Trigona* sp. (Fuchs y Quesada 2005), la cual no fue considerada en este estudio. Aun así, sí existe cierto grado de solapamiento por el polinizador (Grases y Ramírez 1998), ya que presentaron especies en común. Para *E. elatior*, los colibríes vendrían siendo polinizadores sustitutos de sus polinizadores naturales (Grases y Ramírez 1998).

Por el tipo de muestreo, y la poca información para la zona sobre este tema, aunque se sabe que las flores de los platanillos son polinizadas principalmente por colibríes, no se conoce la relación específica entre las especies. Según Fuchs y Quesada (2005), la visita de otros organismos, que no son necesariamente los polinizadores esperados de estas plantas, implica no sólo el robo de néctar, sino la posible deposición de granos de polen viables en los estigmas de las flores. Por una parte, en *C. lutea*, la estructura floral está diseñada para la polinización por abejas y posee un mecanismo explosivo de presentación secundaria del polen; y por otra parte, están los colibríes, los cuales pueden llegar a ser considerados robadores de néctar. Sin embargo, al consumir el néctar, éstos introducen su pico y disparan el mecanismo, por lo que usualmente llegan a recibir polen en su cuerpo. *P. longemarus*, así como otras especies de ermitaños presentes en el sitio, poseen picos lo suficientemente largos como para alcanzar a polinizar las flores de *C. lutea*; no obstante, estos datos aún se desconocen (Fuchs y Quesada 2005). Dada esta incertidumbre, en este estudio se consideran como posibles polinizadores a todas las especies de colibríes visitantes.

Ahora, la especie de colibrí que más visitas tuvo a las plantas muestreadas fue *E. chionura*. La mayoría de sus preferencias fueron hacia *E. elatior*, en la zona dominada por la misma. Es probable que esta mayor presencia se deba a su estrategia de forrajeo. En su gran mayoría los machos se mantienen en sitios con mucho néctar que defienden fuertemente de otros individuos (Fuchs y Quesada 2005). La riqueza y la abundancia del recurso promueven el establecimiento de territorios por parte de las aves, las cuales visitan un mayor número de flores dentro del parche; incrementando así la polinización. Se ha propuesto que estas estrategias de forrajeo son ventajosas para plantas colonizadoras o típicas de ambientes efímeros, donde la rápida reproducción requiere una polinización exitosa a expensas de una reducida diversidad génica (Fuchs y Quesada 2005).

Lo sorprendente con estos resultados, es que otros estudios comprueban que la presencia de especies exóticas no afecta los procesos de polinización de las especies nativas, aunque estas presentaron visitas florales esporádicas. Su permanencia en esas comunidades se debe a la reproducción asexual (Grases y Ramírez 1998). En Grases y Ramírez (1998), se muestra que las plantas nativas de una comunidad, en presencia de sus polinizadores naturales, son más eficientes que las especies introducidas, a pesar de la perturbación del ambiente. Lo cual es completamente diferente para este caso, ya que además de que *E. elatior* parece estar "quitándole" polinizadores a las especies nativas, es una herbácea perenne de rápido crecimiento que forma densos conglomerados y se propaga por fragmentación vegetativa a través de rizomas de una manera más acelerada que las otras especies en estudio (Sierra en prensa).

Además de esto, no se pudo comprobar la preferencia de depredación o dispersión de los frutos debido a la presencia de la misma sólo en *E. elatior*. Se sabe que la ausencia de enemigos especialistas y su supuesta preferencia de especies nativas por consumidores generalistas, le da una ventaja competitiva a las especies exóticas de su contraparte nativa (Parker y Hay 2005). Los únicos depredadores de frutos sugeridos en este sitio han sido los roedores, los cuales son abundantes en esta zona del Naranjal. Además, hay indicios de que el fruto puede estar siendo consumido por ratas y guatusas

(*Dasyprocta punctata*) y se desconoce si su influencia es negativa o positiva para la especie (Sierra en prensa). Así mismo, no se ve diferencias en la misma especie en cuanto a la depredación, lo que da mayor indicio de que son depredadores generalistas.

La mayoría de las interacciones de polinización son generalistas ya que varios protagonistas podrían estar involucrados. Si bien esto brinda seguridad contra la pérdida o el decrecimiento de una pareja mutualista, la fidelidad entre las partes no está garantizada. En consecuencia, la dinámica natural de la mayoría de las interacciones planta-polinizador puede darse en función de la abundancia relativa de los recursos florales y de los cambios en la abundancia de las plantas que hayan sido causados por un disturbio. Éstos pueden llevar a una reestructuración en la red de interacciones entre planta-polinizadores (Ghazoul 2004).

Agradecimientos

Le agradezco a Eduardo Chacón por su asesoría; a Federico Bolaños por su ayuda en el campo de estadística y a Wendy Solís por su colaboración en el muestreo.

Bibliografía

- Aizen, M., D. Vázquez y C. Smith. 2002. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista chilena de historia natural*. 75(1): 79-97.
- Fuchs, E. y M. Quesada. 2005. Las platanillas del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. En: Lobo J. y F. Bolaños (eds.). *Historia natural de Golfito – Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. p. 119-127.
- Ghazoul, J. 2002. Flowers at the front line of invasion?. *Ecological Entomology*. 27: 638-640
- Ghazoul, J. 2004. Alien Abduction: Disruption of Native Plant-Pollinator Interactions by Invasive Species. *Biotropica* 36: 156–164
- Grases, C. y N. Ramírez. 1998. Biología reproductiva de cinco especies ornitófilas en un fragmento de bosque caducifolio secundario en Venezuela. *Revista biología tropical*. 46 (4): 1095-1108.
- Kittipanangkul, N. y C. Ngamriabsakul. 2006. Pollen and Pollinator Limitation of Seed Initiation in *Etlingera littoralis* (J. König) Giseke (Zingiberaceae) in Klong Klai Basin, Khao Nan National Park, Thailand. *Walailak Journal of Science and Technology*. 3(2): 207-217.
- Linhart, Y. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. *American Naturalist*. 107 (956): 511-523.
- Parker, J. y M. Hay. 2005. Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecology Letters*. 8: 959–967.
- Sierra, C. en prensa. *Especies Introducidas Invasoras en Áreas Silvestres Protegidas de Osa*. Serie Técnica. Nature Conservancy. 114 p.
- Whistler W. 2000. *Tropical Ornamental: A guide*. Timber Press, Oregon. 542 p.

Cuadro 1. Abundancia de Zingiberales para los sitios muestreados

Especie	Sitio		Total
	Cañaza	Naranjal	
<i>Calathea lutea</i>	23	0	23
<i>Etilingera elatior</i>	2	27	29
<i>Heliconia latispatha</i>	1	0	1
<i>Heliconia pogonantha</i>	1	0	1
<i>Heliconia wagneriana</i>	2	3	5
<i>Heliconia imbricata</i>	1	0	1
Total	30	30	60

Cuadro 2. Promedio de inflorescencias, infrutescencias y clones para las dos especies muestreadas más abundantes (con sus respectivas desviaciones estándar, máximos y mínimos).

Estructura		<i>E. elatior</i>	<i>C. lutea</i>
Inflorescencias	Promedio	2.4±1.8	12,4±7.4
	Max- Min	8-1	27-1
Flores por inflorescencia	Promedio	4.4± 5.8	2.5±1.2
	Max- Min	20-1	5-1
Infrutescencias	Promedio	6.2±5.5	0
	Max- Min	26-1	0
Frutos por infrutescencia	Promedio	33.8±22.5	0
	Max- Min	111-1	0
Vástagos nuevos	Promedio	2.9± 2.4	0.6±0.6
	Max- Min	9-1	2-1

Cuadro 3. Preferencias de las especies de colibríes presentes al comparar la frecuencia de visita de aves a las inflorescencias de las mismas.

Especie polinizadora	Preferencia		
	<i>Calathea lutea</i>	<i>Etilingera elatior</i>	Total
<i>Amazilia decora</i>	1	8	9
<i>Amazilia tzacatl</i>	0	2	2
<i>Elvira chionura</i>	3	17	20
<i>Glaucis aenea</i>	1	0	1
<i>Phaethornis longuemareus</i>	5	2	7
<i>Phaethornis superciliosus</i>	1	1	2
<i>Phaethornis guy</i>	0	1	1
Total	11	31	42

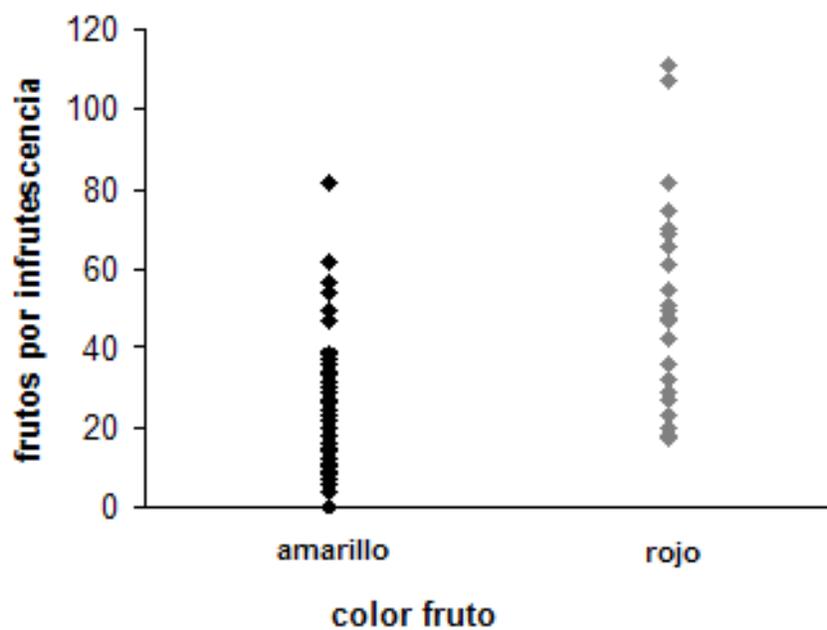


Fig. 1: Producción de frutos por infrutescencia según coloración del fruto ($t = -4.326$, $gl = 39.4$, $p < 0.001$)

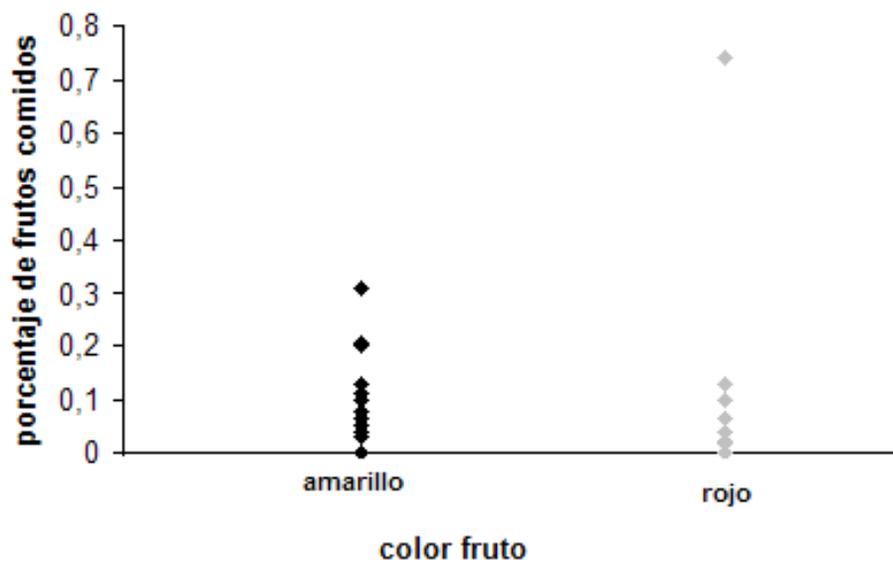


Fig. 2: Depredación de frutos según la variación en su coloración en *E. elatior* ($t = -0.385$, $gl = 40.1$, $p = 0.702$)

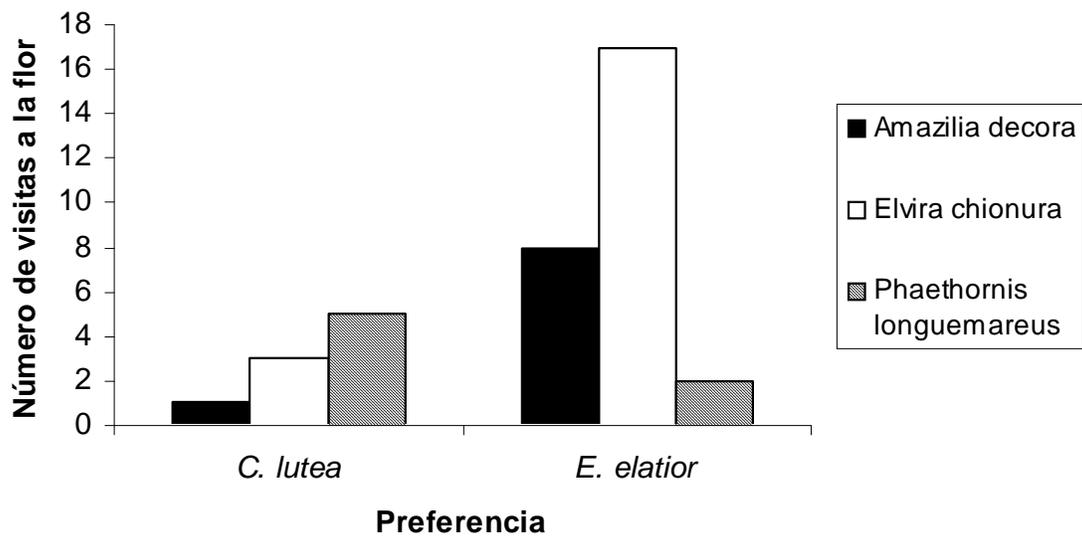


Fig. 3: Preferencia de las aves polinizadoras más abundantes al comparar *C. lutea* y *E. elatior* ($\chi^2 = 10.040$, $gl = 2$, $p = 0.007$).

Distribución de las flores y los frutos en el sotobosque de la parcela Forestal La Gamba.

Sebastián de la Ossa Fonseca.

La distribución espacial de los individuos; la cual puede ser agregado, aleatorio o uniforme (Krebs 1999); es un tema central la ecología tropical (Condit *et al.* 2000). La distribución de los organismos en un determinado lugar está influido por la disponibilidad de recursos, los cuales, están repartidos en parches. El recurso más limitante en cuanto al crecimiento y a la supervivencia de las plantas es la luz (Nicotra *et al.* 1999). La distribución de una planta está influenciada por factores bióticos como la dispersión de las semillas. (Shuman *et al.* 2004). La distribución de flores y frutos de una determinada especie está influida además por la fenología de la planta (Denslow *et al.* 1986). Se considera importante hacer este tipo de estudios ya que en los bosques tropicales las flores y los frutos son recursos importantes para muchas especies de animales. La distribución de las plantas afecta la composición y el comportamiento de las comunidades animales (Loisille y Blake 1993; Wheelwright 1983). Con este estudio se busca responder ¿Cuál es la distribución de las flores y los frutos en el sotobosque? La hipótesis es que la distribución de las flores y frutos en el sotobosque es agrupada (Denslow *et al.* 1986.)

Materiales y métodos

El estudio se realizó de jueves a lunes de la segunda, la tercera y la cuarta semana del mes de enero de 2008. La parcela forestal de La Gamba, (Golfito, Puntarenas) fue el lugar de estudio. La parcela es un cuadrado de 100m de lado. Tiene un sistema de coordenadas x/y: el eje x tiene una orientación de 227° con respecto al norte y el eje y 317° con respecto al norte (Figura 1). La parcela está dividida en cuadrículos de 5m x 5m y cada cuadrículo está señalada con un poste que indica la posición x/y. El muestreo se realizó de la siguiente manera, la primera semana se trabajó con un transecto de 100m de largo por 2m de ancho (desde postes 0/17 y 0/18 hasta 19/17 y 19/18), luego se determinó que era más conveniente hacer subparcelas de 20 m x 20 m. Se muestrearon 7 subparcelas. La ubicación de las parcelas se determina por el poste más cercano al origen de la parcela. Así las parcelas se ubican en los siguientes puntos: 0/0;0/10;0/16;6/6;10/10;6/16 y 16/16. Se trabajó con cinco especies de plantas: *Clidemia densiflora* (Standl.) Gleason (Melastomataceae), *Duroia costaricensis* Standl y *Psychotria elata* (Sw.) Hammel (Rubiaceae); *Ctenanthe* sp (Maranthaceae) y *Calyptrogine* sp. (de aquí en adelante: *Clidemia*, *Duroia*, *Psychotria*, *Ctenanthe* y *Calyptrogine*). Se contó el número de plantas con flores y con frutos por parcela. Se contó las flores y los frutos hasta los desde 0.5m hasta los 2m de altura. Se usó el índice de dispersión $I = \text{varianza/promedio}$. Si $I = 0$, entonces los organismos están en una distribución uniforme. Si $I = 1$, entonces las distribución espacial es aleatoria. Finalmente si es mayor que uno la distribución es agregada. Según sea el caso, si la distribución es uniforme se prueba bondad de ajusta a la distribución de Poisson, para la distribución agrupada se prueba si hay ajuste a la distribución negativa y si es regular a la binomial.

Resultados

En total se contaron 380 plantas, de las cuales 156 son de *Clidemia*, 33 palmas de *Calyptrogine*, 68 arbustos y árboles de *Duroia*, 21 de *Ctenanthe* y 83 plantas de *Psychotria*. Los Índices de dispersión para las cinco especies muestra una distribución agregada (Cuadro 1). En el cuadro dos se comparan las distancias observadas y distancias esperadas para la distribución binomial negativa. En general la distribución de

las flores ($\chi^2 = 0.024$, g.l = 1 $p=0,878$) y de los frutos ($\chi^2 = 1.24$, gl=2, $p=0,538$) en general para las cuatro especies de plantas también es agregado.

Discusión.

La distribución de los frutos en el bosque tropical está en parches, es decir uno encuentra muchos cuadrantes con plantas sin frutos y unos pocos con plantas en cosecha. Varios estudios concuerdan con que la distribución de las plantas en el bosque tropical está en parches (Arnesto *et al.* 1986, Horvitz 1991, Horvitz y Le Corff 1993, Le Corff 1996, Nicotra *et al.* 1999, Svenning 2000).

La distribución de las plantas podría estar influenciado por factores como los modos de dispersión. Por ejemplo las semillas dispersadas por aves o murciélagos viajan mayores distancias. Las aves vuelven a la misma percha y botan las semillas cerca de allí (Horvitz y Le Corff 1993). Las hormigas llevan las semillas recubiertas de arilo de algunas plantas del género *Calathea* a cortas distancias y las rejuntan en los hormigeros. La dispersión puede afectar diferencialmente el reclutamiento de plántulas aún dentro de la misma especie.

El factor más limitante en los bosques, es la luz, la cual también está distribuida en parches. Las plantas del sotobosque aprovechan los claros del bosque para producir frutos, estos sitios promueven el crecimiento de plántulas (Arnesto 1986, Denslow 1986). Este tipo de estudios dependen de la escala con que se estudien, por ejemplo uno podría preguntarse cómo será la distribución dentro de cada uno de los parches. Estos estudios se deben hacer a durante un periodo de un año o dos para observar como cambian los patrones de distribución durante el año. A este estudio hay que agregarle otros factores como los distribución de nutrientes del suelo, la temperatura, humedad y distribución de la luz.

Bibliografía

- Arnesto, J.J., J.D Mitchell y C. Villagran 1986. A comparison of spatial patterns of trees in some tropical and temperate forests. *Biotrópica* 18 (1):1-11.
- Horvitz C.C. 1991. Light environments, stage structure, and dispersal syndromes of Costa Rican Maranthaceae. En C.R Huxley y D.F Cutler (eds). *Ant-plant interactions*. Oxford University press pp. 463-485.
- Horvitz C.C y J. Le Corff. 1993. Spatial scale and dispersion pattern of ant- and bird-dispersed herbs in two tropical low land rain forest. *Vegetatio* 107/108: 351-362
- Le Corff, J. 1996 Establishment of chasmogamous and cleistogamous seedling of an ant-dispersed understory herb *Calathea micans* (Maranthaceae). *American Journal of Botany* 83 (2): 155-161.
- Nicotra A.B., R.L. Chazdon y S.V.B Iriarte 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling in tropical wet forest. *Ecology* 80(6):1980-1986
- Svenning J.V. 2000. Small canopy gaps influence plant distribution in the rain forest understory. *Biotropica* 32(2):252-261.

Cuadro 1. Promedio de plantas por cuadrícula, varianza, índice de dispersión (I) y valor aproximado de k (exponente de la binomial negativa)

Planta	Promedio	varianza	I	k aprox
<i>Calyptrogyne</i>	0.25	0.37	1.46	0.54
<i>Clidemia</i>	1.20	3.00	2.50	0.80
<i>Duroia</i>	0.52	0.73	1.41	1.28
<i>Ctenanthe</i>	0.17	0.28	1.62	0.27
<i>Psychotria</i>	0.62	0.92	1.48	1.29

Cuadro 2. Prueba de bondad de ajuste a la distribución binomial negativa para las cinco especies de plantas.

Especie	χ^2	gl	probabilidad
<i>Calyptrogyne</i>	0.11	1	0.743
<i>Clidemia</i>	8.45	4	0.077
<i>Duroia</i>	0.07	2	0.964
<i>Ctenanthe</i>	0.27	1	0.606
<i>Psychotria</i>	0.68	2	0.712

Cuadro 3. Cantidad de cuadrículas con x cantidad de plantas observadas y esperadas para una distribución binomial negativa. El cuadro siguiente es continuación de éste

Cuadrículas con x cantidad	<i>Clidemia</i>		<i>Calyptrogyne</i>		<i>Duroia</i>		Ctenanthe sp		Psychotria elatta	
	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	Obs	Esp.
0	70	64.83	110	109.78	88	87.37	119	118.26	82	81.27
1	27	31.15	18	18.87	31	32.22	11	12.40	32	34.08
2	9	16.82	6	4.62	11	10.59	3	3.03	15	12.70
3	13	9.42	0	1.24	3	3.34	2	0.88	3	4.54
4	9	5.37	1	0.35	2	1.03	0	0.42	2	1.59
5	4	3.09	0	0.14	0	0.45			1	0.55
6	2	1.79			0	0.00			0	0.28
7	0	1.04								
8	0	0.61								
9	0	0.36								
10	1	0.21								
11	0	0.30								

Cuadro 4. Promedio de flores o frutos (en general) por cuadrícula, varianza, índice de dispersión (l) y valor aproximado de k (exponente de la binomial negativa)

	promedio	varianza	l	k
frutos	0,84	1,62	1,92	0,91
flores	0,33	0,64	1,96	0,34

Cuadro 5. Cantidad de cuadrículas con x cantidad de plantas observadas y esperadas para una distribución binomial negativa. El cuadro siguiente es continuación de éste

Parcelas con x cantidad	flores		frutos	
	observados	esperado	observados	esperados
0	108	107,54	76	75,10
1	17	17,59	28	31,81
2	6	5,75	18	14,67
3	2	2,19	8	4,93
4	1	0,90	2	0,98
5	1	0,38	1	0,39
6	0	0,65	1	0,16
7			1	0,07
8			0	6,87

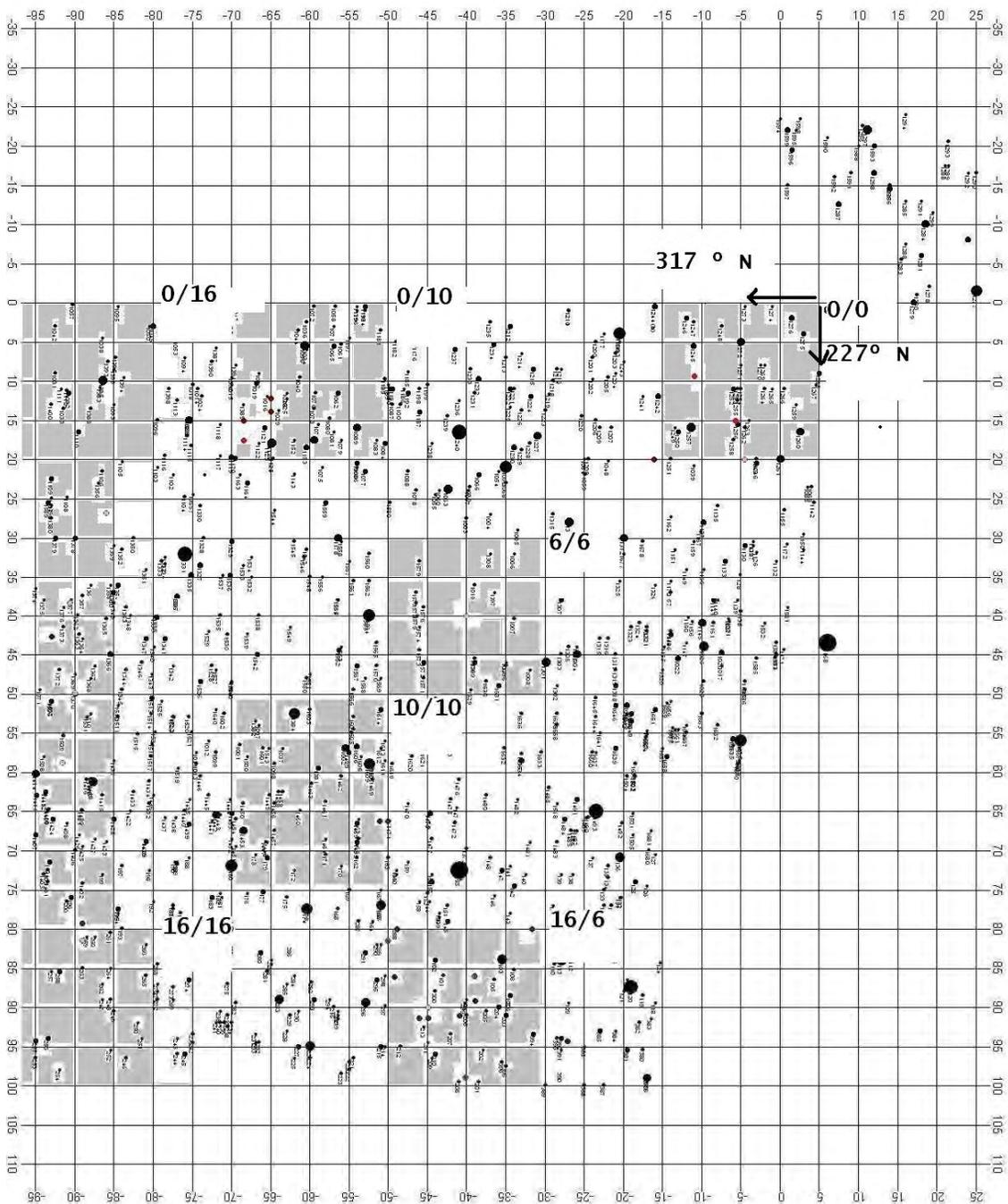


Fig. 1 Parcela Forestal en La Gamba, Golfito, Puntarenas. Las áreas en gris muestran los lugares muestreados. El eje x está en dirección 227° con respecto al norte; el eje y en dirección 317° N.

Efecto de la distancia al adulto más cercano en la supervivencia de plántulas de *Iriartea deltoidea* (Arecaceae)

Juan Isaac Moreira-Hernández

Los mecanismos que intervienen en la mortalidad de semillas y plántulas pueden ser factores determinantes en la distribución espacial de las poblaciones de árboles. El modelo propuesto por Janzen (1970) y Connell (1971) permite explicar la gran cantidad de especies arbóreas en los bosques tropicales, e incluso la distribución espacial de los individuos respecto a sus conespecíficos. Este modelo se basa en dos supuestos: (1) la densidad de semillas y plántulas de una especie es mayor cerca del árbol parental y disminuye conforme aumenta la distancia y (2) la mortalidad de semillas y plántulas causada por patógenos y/o herbivoría es producto de un efecto denso-dependiente por lo que la probabilidad de supervivencia de las semillas y plántulas se incrementa a una mayor distancia del árbol parental (Barone y Coley 2002; Gilberth 2002).

Numerosos estudios que han puesto a prueba estos supuestos, han concluido que la mayoría de las especies de árboles del trópico se ajustan a lo predicho por este modelo (Asquith 2002). Sin embargo otras revisiones (Condit et al. 1994; Bustamante y Simonetti 2000) han evidenciado casos en los que la mortalidad de semillas y plántulas no muestra un patrón denso-dependiente. También se ha propuesto que los claros pueden ser lugares donde las plántulas pueden ser más propensas al ataque de hongos o herbivoría, con un consecuente aumento de la mortalidad de las mismas y una disminución del reclutamiento en tales sitios (Schupp 1988). Este modelo se ha evaluado también en especies no arbóreas, como las palmas arborescentes. Este grupo es muy diverso y presenta una alta abundancia en bosques poco alterados por lo que ha sido extensamente estudiado (Kahn 1986).

Iriartea deltoidea es una especie de palma arborescente de subdosel que alcanza alturas de más de 30 m (Henderson 2002). En Costa Rica es muy común en bosques húmedos de zonas bajas de ambas vertientes (Vandermeer et al. 1974). La estructura poblacional de esta especie ya ha sido estudiada por varios autores (Vandermeer et al. 1975; Clark et al. 1995, Svenning 1999), así como también el efecto que ejerce la depredación de sus semillas en el reclutamiento de plántulas (Young 2002; Zeledón 2002). Sin embargo no se han puesto a prueba los supuestos del Modelo de Janzen y Connell en esta especie y no se sabe si en efecto, sus plántulas sufren daños por herbívoros y patógenos según la cercanía al adulto más cercano. El objetivo del presente estudio es evaluar si factores que afectan la supervivencia de las plántulas de *I. deltoidea* (hongos, herbivoría y daño mecánico) tienen una ocurrencia diferencial de acuerdo con la distancia al adulto más cercano. También se pretende demostrar si el tamaño de la plántula o la cobertura del dosel afectan la incidencia de los daños producidos por hongos o herbívoros.

Materiales y métodos

El presente estudio se realizó durante los meses de enero y febrero del presente año, en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito ubicado en la zona sur de Costa Rica. En el sitio se encuentra una parcela forestal de 1 ha. subdividida en cuadrículas de 5x5 m. En dicha parcela se estableció una sub-parcela de 0.4 ha en la que se contabilizaron todos los individuos juveniles (DAP \leq 10 cm) de *Iriartea deltoidea*.

Se marcó la posición de cada individuo respecto a la cuadrícula en la que se encontraba utilizando el eje de coordenadas de la misma y una cinta métrica. Los

individuos cuyo DAP ≥ 10 cm se consideraron como adultos (Henderson 2002), y su posición en la parcela ya era conocida (Lobo 2008, com. pers.). Posteriormente, los individuos se ubicaron en la parcela y se calculó la distancia al adulto más cercano, tomando en cuenta también los adultos que estaban tanto dentro como fuera de la subparcela. Los individuos encontrados se ubicaron en 5 categorías de tamaño: de 0-0.5 m, de 0.5-1 m, de 1-1.5 m, de 1.5-2 m y > 2 m. Se anotaron los individuos que presentaban todos o alguno de los siguientes daños: herbivoría, hongos o daño mecánico, y en el punto en que se encontraba cada individuo se midió también la cobertura de dosel con un densiómetro. El daño mecánico se tomó en cuenta debido a que fue muy frecuente en el sitio de estudio, además es un factor que puede ser determinante en la supervivencia a largo plazo de las plántulas e incluso puede afectar la regeneración del bosque (Asquith 2002).

Resultados

Se encontraron un total de 107 individuos juveniles de las distintas categorías de tamaño (Fig. 1), y 5 adultos de *I. deltoidea* en el área de muestreo, más otros 15 adultos dentro de la parcela pero fuera de la subparcela. Se encontró una mayor incidencia de herbivoría en distancias cercanas a los adultos (Fig. 2A; Cuadro 1). Así también, los ataques por herbívoros fueron más frecuentes en los claros que en zonas más cubiertas (Fig. 2B; Cuadro 1). Sin embargo, no hubo diferencia entre los individuos de diferentes tamaños respecto a la presencia o no de daños por herbivoría (Fig. 2C; Cuadro 1).

Las plántulas cercanas a un adulto presentaban ataques por hongos en mayor grado que las más alejadas (Fig. 3A; Cuadro 2). Se encontró una mayor ocurrencia de ataques por agentes fúngicos bajo un dosel más abierto, sin embargo esta tendencia no fue significativa (Fig. 3B; Cuadro 2). La incidencia de daños por hongos tampoco varió según el tamaño (Fig. 3C; Cuadro 2). El daño mecánico no fue diferente ni en relación con la distancia a los adultos (Fig. 4A; Cuadro 3), la cobertura de dosel (Fig. 4B; Cuadro 3), o el tamaño de los individuos (Fig. 4C; Cuadro 3).

Discusión

Aunque el modelo de Janzen y Connell ha sido puesto a prueba con éxito múltiples veces, no se ha demostrado para todas las especies en las que se ha evaluado. Actualmente se considera que los supuestos de este modelo pueden verse afectados por las características de la historia de vida de las especies, la distribución espacial, la susceptibilidad relativa al ataque de hongos y herbívoros, y el tipo de patógeno o depredador (Young 2002). Es por ello que actualmente no se cree que el mecanismo propuesto por estos autores, pueda explicar si en efecto la supervivencia y el reclutamiento de las plántulas están determinados únicamente por la distancia al adulto más cercano.

Los resultados presentados en este estudio muestran en efecto, un patrón predicho según el modelo de Janzen y Connell. Sin embargo se ha documentado que el ataque de hongos y herbívoros puede responder a otros factores y no únicamente a la cercanía al adulto más cercano (Condit et al. 1994). En este estudio se encontró una mayor herbivoría en las plántulas de *I. deltoidea* más cercanas a un adulto, pero también en las plántulas que crecían bajo un dosel más abierto. El primer resultado puede responder a un efecto denso-dependiente como lo predice el modelo, pero el segundo puede deberse a la naturaleza del herbívoro. Janzen y Connell propusieron originalmente su idea considerando sólo la herbivoría producida por insectos, la cual tiene mayor tendencia a seguir un patrón denso-dependiente que la producida por un mamífero por ejemplo (Barone y Coley 2002), por lo que generalmente es mayor en las cercanías de un

árbol adulto donde la densidad de plántulas es mayor. Schupp y Frost (1989) encontraron que las semillas de la palma arborescente *Welfia georgii* sufrieron una mayor depredación por roedores caviomorfos en los claros que en el sotobosque. Por ello actualmente se considera que la naturaleza y la ecología del herbívoro pueden ser factores tan determinantes en la depredación de las semillas y plántulas como la distancia al adulto más cercano.

En este estudio se encontró también que el ataque por hongos fue más frecuente en las plántulas más cercanas a un adulto de *I. deltoidea*, lo que también concuerda con el modelo de Janzen y Connell. La mayor cantidad de plántulas en las proximidades de los adultos facilitan la propagación de los hongos, por lo que en el trópico casi todos los hongos siguen este patrón (Gilberth 2002). Se cree que esto ocurre también porque los árboles adultos constituyen un reservorio para estos patógenos que a ellos no les causa mayor daño, pero al afectar las plántulas circundantes puede tener un efecto importante en la supervivencia a largo plazo de las mismas (Gilberth 2002). Por otro lado la infección por hongos no fue más frecuente en zonas más abiertas, aunque parece haber una tendencia pues algunos hongos que infectan plantas en el trópico tienen preferencias por sitios húmedos y no tan expuestos a la radiación (Gilberth 2002).

El daño mecánico no evidenció ningún patrón con las variables consideradas. Sin embargo, el daño mecánico puede tener un impacto a largo plazo diferente según el tamaño de la plántula, o podría afectar más negativamente a una planta que crece bajo un dosel cerrado y limitando todavía más su capacidad para captar radiación. Así también, el tamaño de las plántulas no tuvo ningún efecto en la presencia o ausencia de daños por hongos o herbivoría. Pero podría ser que el impacto que puede tener un herbívoro en una plántula pequeña sea mayor que en una de una categoría de tamaño mayor. Aunque este estudio no lo demuestre, tanto el daño mecánico como el tamaño del juvenil pueden ser importantes en la supervivencia a largo plazo de las plántulas de *I. deltoidea* y deben ser consideradas en estudios más exhaustivos.

Este estudio sugiere que en las plántulas de *I. deltoidea* el ataque por hongos y herbívoros responde a la distancia al adulto más cercano como lo predice el modelo de Janzen y Connell. Sin embargo este es sólo uno de los supuestos del modelo y este estudio no pretende asegurar que en efecto la mortalidad de plántulas está determinada únicamente por la distancia al adulto. Otros factores como la apertura del dosel pueden tener algún impacto en la acción de hongos y herbívoros alterando el patrón predicho por el modelo. Para estudios futuros que pretendan asegurar que *I. deltoidea* se ajusta al modelo de Janzen y Connell se deben considerar muchos otros factores como la densidad de plántulas, el porcentaje de herbivoría y los patrones de reclutamiento de plántulas según la distancia al adulto.

Agradecimientos

Quisiera agradecer a los gamberos (Javier, Sebas, Amandine, Ana María, Dennis, José Pablo y Carito) por amenizar las horas de trabajo y acompañarnos mutuamente en la soledad de la parcela, así como por atraer las terciopelo hacia ellos para que yo pudiera trabajar a gusto. Y también a mis compañeros de “bache” (Nacho, Chamaco y Chuba) por no hacer fiestas en el bache para que yo pudiera dormir. Finalmente le agradezco a Fede, Lalo y Lobo por sus valiosos comentarios al trabajo y ayuda con la parte estadística.

Bibliografía

Asquith, N. M. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. En: Guariguata, M. R. y G. H. Kattan. (eds). Ecología y Conservación de los Bosques Tropicales. Ediciones Libro Universitario Regional (LUR), Cartago, Costa Rica. Pp. 377-406

- Barone, J. A. y P. D. Coley. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. En: Guariguata, M. R. y G. H. Kattan. (eds). *Ecología y Conservación de los Bosques Tropicales*. Ediciones Libro Universitario Regional (LUR), Cartago, Costa Rica. Pp. 465-492
- Bustamante, R. O. y J. Simonetti. 2000. Seed predation and seedling recruitment in plants: the effect of the distance between parents. *Plant Ecology* 147:173-183.
- Clark, D. A., D. B. Clark, M. R. Sandoval y C. M. V. Castro. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distribution of tropical rainforest palms. *Ecology* 76: 2581-2594.
- Condit, R., S. P. Hubbell y R. B. Foster . 1994. Density dependence in two understory tree species in a neotropical forest. *Ecology* 75:671-680.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rainforest trees. En: den Boer, P. J. y G. B. Grandwell (eds.). *Dynamics of populations*. PUDOC, Wageningen, The Neederlands. Pp. 238-271
- Gilberth, G. S. 2002. Interacciones entre microorganismos y plantas. En: Guariguata, M. R. y G. H. Kattan. (eds). *Ecología y Conservación de los Bosques Tropicales*. Ediciones Libro Universitario Regional (LUR), Cartago, Costa Rica. Pp. 435-464
- Henderson, A. 2002. *Evolution and Ecology of Palms*. The New York Botanical Garden Press. 259 p.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104:501-527.
- Kahn, F. 1986. Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. *Biotropica* 18:214-218.
- Schupp, E. W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51:71-78.
- Schupp, E. W. y E. J. Frost. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. *Biotropica* 21:200-203.
- Svenning, J. C. 1999. Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuní National Park, Amazonian Ecuador: are the treefall gaps important? *Journal of Tropical Ecology* 15:355-366.
- Vandermeer, J. H., J. Stout y G. Miller. 1975. Growth rates of *Welfia georgii*, *Socratea durissima* and *Iriartea gigantea* under various conditions in a tropical rain forest in Costa Rica. *Principes* 18:148-154.
- Young, L. 2002. Patterns of seed survival and seedling recruitment: the role of herbivores in palm population dynamics. En: Notman, E (ed.). *Research experiences for undergraduates in La Selva*. Organization for Tropical Studies. Pp. 106-117. (mimeografiado)
- Zeledón, E. 2002. Seed predation by specialist bark beetles in the tropics on two palm species: *Iriartea deltoidea* and *Welfia regia*. En: Notman, E (ed.). *Research experiences for undergraduates in La Selva*. Organization for Tropical Studies. Pp. 106-117. (mimeografiado)

Cuadro 1: Resultado del modelo de regresión logística para la herbivoría.

	gl	Wald	p
Intercepto	1	0,000	0,984
Distancia al adulto	1	13,964	<0,001
Cobertura	1	4,342	0,037
Tamaño	4	0,363	0,985

Cuadro 2: Resultado del modelo de regresión logística para el ataque por hongos.

	gl	Wald	p
Intercepto	1	0,000	0,996
Distancia al adulto	1	7,987	0,005
Cobertura	1	0,052	0,820
Tamaño	4	2,608	0,625

Cuadro 3: Resultado del modelo de regresión logística para el daño mecánico.

	gl	Wald	p
Intercepto	1	0,000	0,999
Distancia al adulto	1	1,912	0,167
Cobertura	1	0,859	0,354
Tamaño	4	1,779	0,776

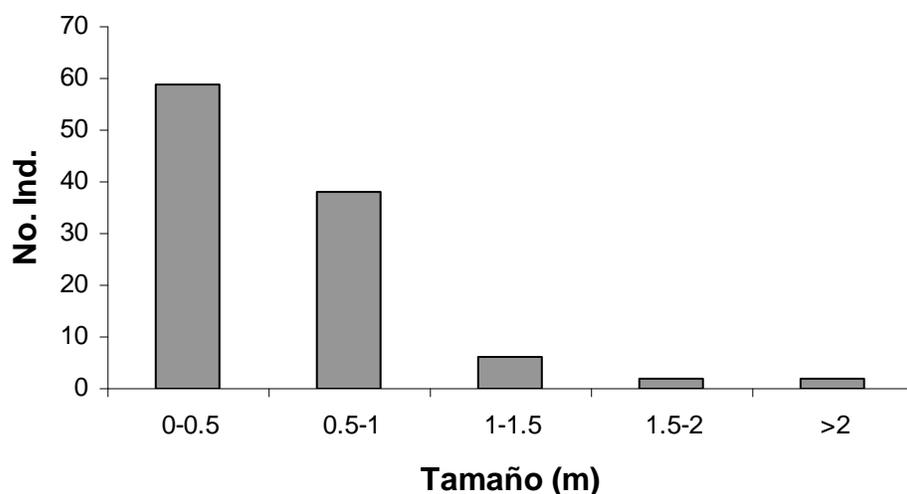


Fig. 1: Número de juveniles de *I. deltoidea* encontrados según las distintas categorías de tamaño.

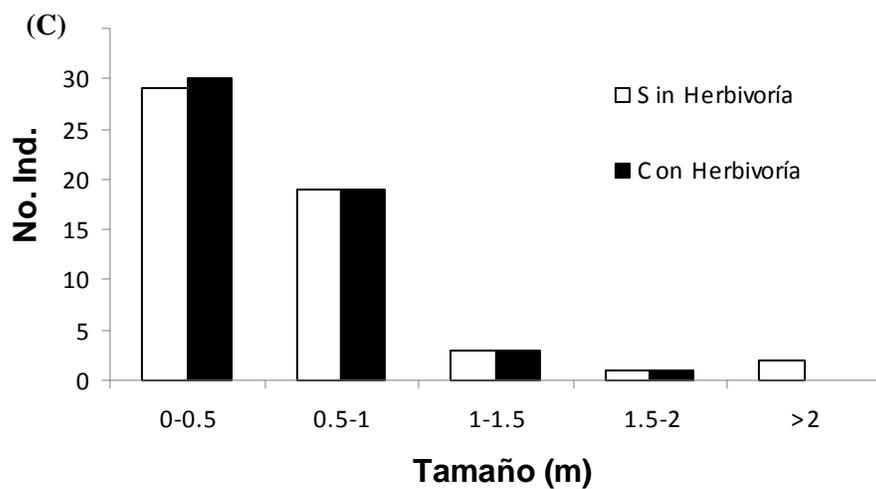
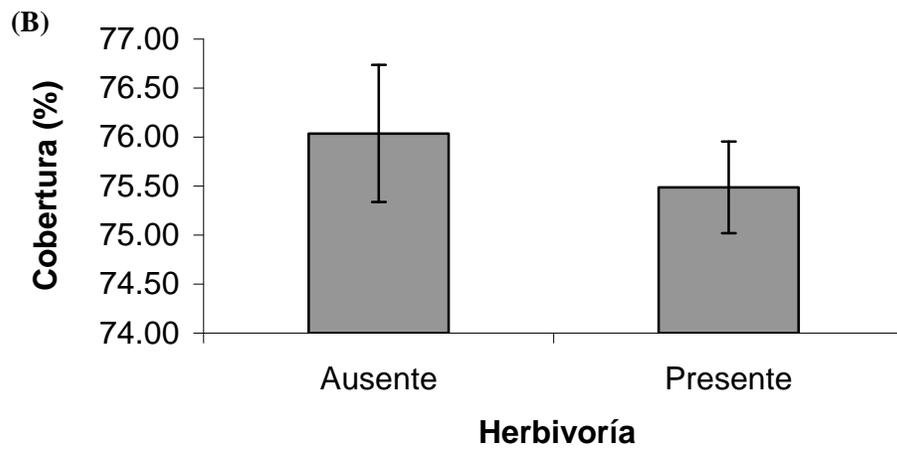
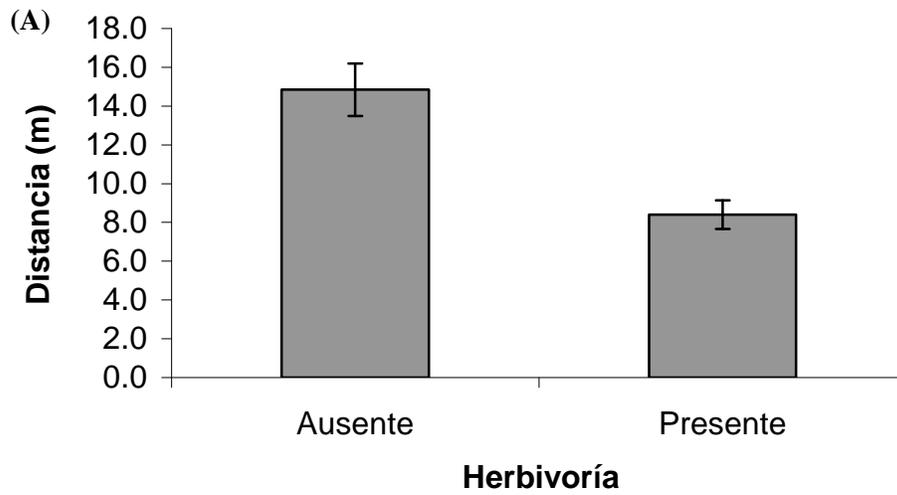


Fig. 2: Presencia y ausencia de herbivoría según: (A) la distancia al adulto más cercano (promedio \pm error estándar), (B) la cobertura de dosel (promedio \pm error estándar) y (C) el tamaño de las plántulas.

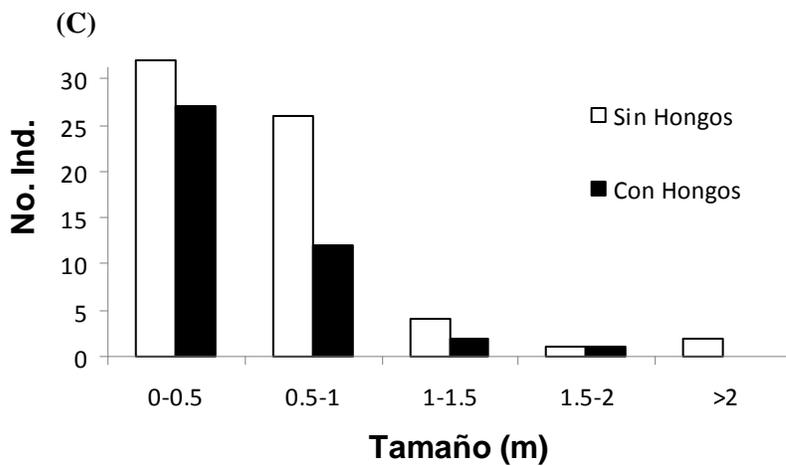
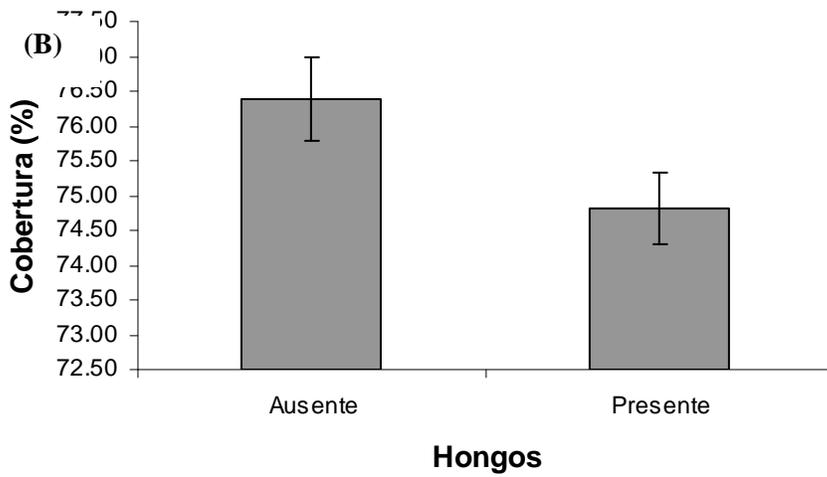
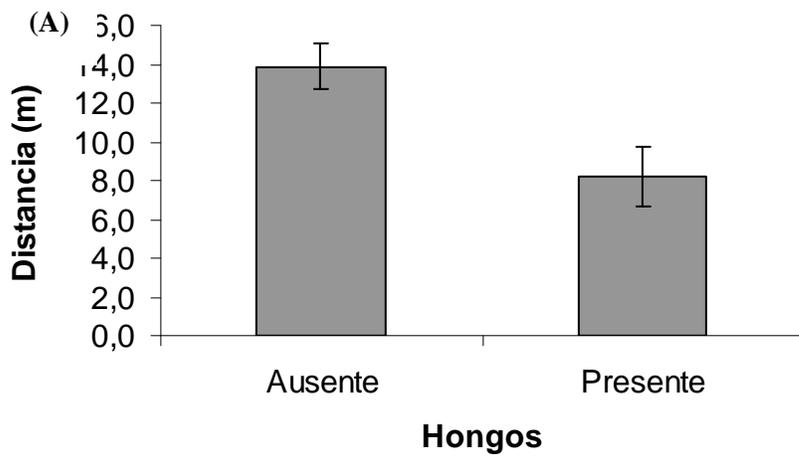


Fig. 3: Presencia y ausencia de hongos según: (A) la distancia al adulto más cercano (promedio \pm error estándar), (B) la cobertura de dosel (promedio \pm error estándar) y (C) el tamaño de las plántulas.

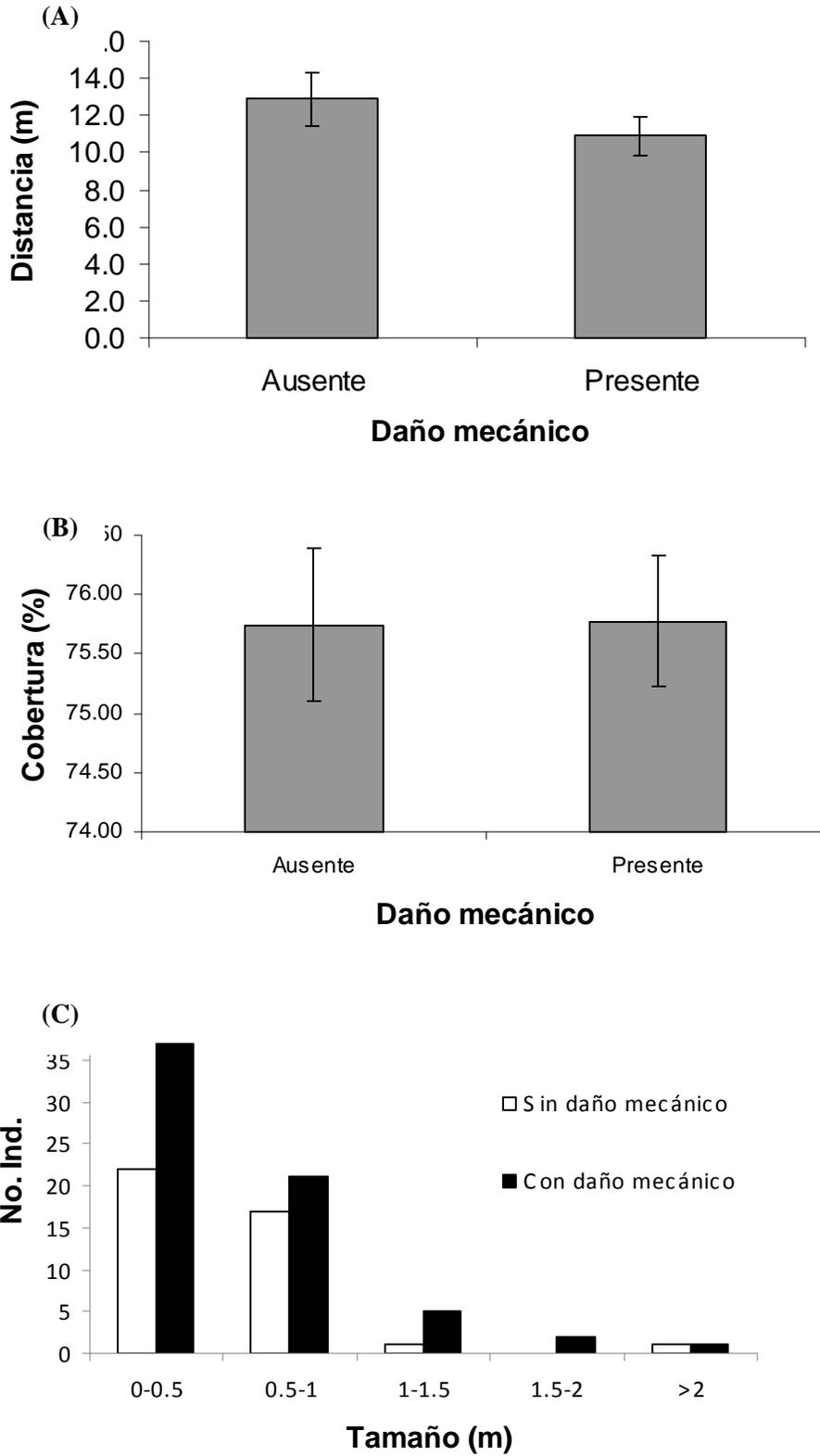


Fig. 4: Presencia y ausencia de daño mecánico según: (A) la distancia al adulto más cercano (promedio \pm error estándar), (B) la cobertura de dosel (promedio \pm error estándar) y (C) el tamaño de las plántulas.

Incidencia de un patógeno foliar fúngico en plántulas de *Peltogyne purpurea* Pittier (Caesalpinaceae) en relación con la cercanía a los adultos y la densidad de plántulas.

Javier Gómez-Zeledón

Las características de un sitio en el cuál se dispersan las semillas, afecta la germinación, el crecimiento de las plántulas y la supervivencia. Estas características que afectan el valor adaptativo de una planta, vienen dadas en parte por la vegetación circundante. Las plantas dominantes definen las características del microhábitat para las plantas que crecen cerca de ellas. Las semillas que son dispersadas lejos de su árbol madre, pueden escapar de sus patógenos nativos del suelo (Paker & Clay 2003). La hipótesis de Janzen (1970) y Connell (1971) predice que la mortalidad de semillas y plántulas cerca de árboles de la misma especie, causada por enemigos naturales hospedero-específicos, es mayor que si estuvieran lejos. Este mecanismo parece mantener altos niveles de diversidad de árboles en los bosques tropicales.

En la mayoría de ecosistemas naturales, especialmente los tropicales, la diversidad intra e interespecífica es alta con un alto grado de heterogeneidad de especies. Por tanto, los ecosistemas naturales tienden a ser estables y equilibrados, aunque no están exentos del ataque de herbívoros y parásitos, los cuales causan reducción de la eficiencia fotosintética y reproductiva (Arauz 1998).

Los hongos fitopatógenos atacan casi todas las especies de angiospermas; en algunos casos una sola especie de planta puede hospedar varias especies fungosas. Sin embargo es común encontrar hongos que tienen un ámbito limitado de hospederos (Knogee 1996). Muchos de los hongos que ocasionan infecciones en las plantas son parásitos facultativos (organismos saprófitos que en condiciones apropiadas pueden infectar plantas); estos viven en el suelo y pueden ser los causantes de algunas de las enfermedades destructivas (Herrera & Ulloa 1990).

El Nazareno, *Peltogyne purpurea* Pittier (Caesalpinaceae) es una especie de dosel que puede llegar hasta los 45 m de altura y que posee gambas delgadas (Holdrige *et al.* 1997). Su hojas son bifolioladas alternas y tiene una corteza gris, lisa, rosada cuando es cortada y su madera fina ha sido muy utilizada en pisos y artesanía sobre todo por tener el duramen de color púrpura (Quesada *et al.* 1997). Está restringido a pocos parches boscosos en el suroeste de Costa Rica y noroeste de Panamá, donde es usualmente una especie dominante (Rocha *et al.* 2006). Debido a su valor económico, *P. purpurea* ha sido intensamente talado en la Península de Osa, a pesar de haber sido declarado como especie amenazada (Jiménez 1993). En las plántulas y árboles jóvenes de Nazareno se ha observado la presencia de un hongo que causa un gran número de lesiones en las hojas. Es importante conocer como afecta este patógeno a las plántulas para poder dar un mejor manejo a la especie en futuros planes de reforestación o reintroducción.

El objetivo del presente trabajo es determinar cuál es el efecto de la distancia a los adultos y la densidad local, sobre el tamaño de las plántulas y la incidencia del hongo foliar en *Peltogyne purpurea*. También se pretende identificar cuál es la altura de las plántulas a la cual se da una mayor incidencia del hongo, y si es posible determinar cual es el patógeno que está atacando a esta especie.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito durante el mes de enero del 2008. Se muestreó la parcela forestal de la Universidad de Costa Rica

en la Fila La Gamba, de una hectárea con todos los individuos con dap > 5 cm identificados a nivel de especie o género, con cuadrículas de 5 X 5 m.. Se realizaron 10 transectos paralelos de 100 metros, separados entre sí por 5 metros. Dentro de cada cuadrícula se contabilizó en número de plántulas de *Peltogyne purpurea* y se clasificaron en categorías de tamaño: 1- entre 0 y 15 cm. 2- entre 16 y 30 cm. 3- entre 31 y 45 cm. 4- mayores a 45 cm. Para cada plántula se determinó el número de hojas y la presencia de lesiones de hongo en etapa temprana o tardía. Se estableció que una infección temprana era donde sólo las hojas jóvenes estaban infectadas y con lesiones circulares de color herrumbre. La infección tardía se estableció cuando las hojas más viejas estaban infectadas y las lesiones eran café claro o con desprendimiento del tejido foliar en forma circular.

Para determinar cual sería el posible agente causante de estas lesiones foliares se llevaron al laboratorio plántulas sin lesiones, con infección temprana y con infección tardía. Se tomaron fragmentos circulares (0,5 cm de diámetro) de las hojas de los tres tipos de plantas y se esterilizaron en cloro al 0,15% durante 10 segundos. Posteriormente se lavaron con agua destilada y se pasaron a placas de petri (4 fragmentos por placa) con medio de cultivo PDA (papa-dextrosa-agar). Las placas se incubaron durante 3 días y posteriormente se aislaron los hongos que crecieron en el medio. Paralelamente se pusieron cuatro hojas con lesiones en una cámara húmeda para inducir la fructificación del hongo para poder identificarlo. Las placas y la cámara húmeda se evaluaron a los 3, 5 y 10 días y se anotaron y fotografiaron las especies de hongos presentes.

Se realizó una prueba de chi cuadrado para comparar el número de plantas en cada estado (sin hongo, infección temprana, infección tardía) por categorías de tamaño. El número de hojas de las plántulas se categorizó para facilitar la interpretación del análisis y se analizó de igual manera que con el tamaño.

Se calcularon las distancias de cada parcela a los seis adultos de *P. purpurea* (árboles mayores a 40 cm DAP) presentes en la hectárea. Para saber si hay una relación entre el porcentaje de plantas infectadas por parcela con la distancia a los adultos se determinó el número de árboles de *P. purpurea* creciendo dentro de un radio de 20 metros alrededor de la parcela y se efectuó una regresión simple. Se efectuó otra regresión simple para saber si la densidad de plántulas por parcela afecta el porcentaje de plantas infectadas en la misma.

Resultados

Se analizaron un total de 168 parcelas y en 31 de ellas no se encontraron plántulas de *P. purpurea*. En las 137 parcelas restantes se encontraron un total de 1990 plántulas, de las cuales 1107 no presentaban las lesiones del hongo, 355 tenían una infección temprana y 528 tenían infección tardía como se muestra en el cuadro 1. La categoría de tamaño de 0 a 15 cm fue la que presentó la menor proporción de plántulas infectadas, mientras que la categoría de más de 45 cm fue la que presentó la mayor proporción de infectadas (Fig. 1). En general el número de plantas sin hongo y con los dos tipos de infección fue distinto para las cuatro categorías de tamaño ($\chi^2=131.041$; $gl=6$; $p<0.001$) (Cuadro 1).

La respuesta de las plántulas se observó muy similar con el número de hojas. En la categoría de 1 a 3 hojas se encontró la menor proporción de plántulas infectadas, y en la categoría de 7 a 15 hojas la mayor proporción de infectadas (Fig. 2). El número de plantas sin hongo y con ambos tipos de infección fue distinto en las 3 categorías de número de hojas ($\chi^2=120.782$; $gl=4$; $p<0.001$) (Cuadro 2). Con respecto a la distancia promedio a los adultos, se observa una leve tendencia a que las plantas de mayor tamaño

se encuentran más lejos y las de menor tamaño están más cerca, sin embargo no se observa diferencia significativa ($F_{3/20}=0.219$; $p=0.882$) (Fig. 3).

Se encontró una relación positiva entre el número de árboles de *P. purpurea* en un radio de 20 metros alrededor de la parcela, con el porcentaje de plántulas infectadas, ajustándose a una ecuación polinomial (% infección = $0.2801+0.1054*x-0.0199*x^2$), sin embargo no fue significativa ($R^2= 0.0266$; $F_{1/166} = 2.61$; $p= 0.1083$) (Fig. 4). También se obtuvo una relación positiva entre la densidad de plántulas por parcela y el porcentaje de infección, esta se ajustó mejor a una ecuación polinomial y fue significativa ($25.3083+31.9512*x-7.4776*x^2$) ($R^2= 0.0974$; $F_{1/166}=17.9$; $p<0.001$), esto muestra una tendencia a aumentar el porcentaje de infección al principio del aumento de densidad, y luego a estabilizarse en altas densidades (Fig. 5).

En las placas de petri con los tres tratamientos, al cabo de los 10 días de cultivo, crecieron un gran número de organismos distintos como bacterias, hongos mucorales, y estados imperfectos de hongos ascomycetes. De estos fue posible aislar e identificar, con ayuda de la Dra. Julieta Carranza, a tres géneros conocidos por tener la capacidad de actuar como fitopatógenos: *Colletotrichum* sp., *Pestalotia* sp. y *Phoma* sp. (Cuadro 3). Esta última especie fue la única que no apareció también en los controles. En la cámara húmeda, después de diez días se encontraron estructuras reproductivas típicas de dos géneros: *Phoma* sp., cuyos picnidios estaban sobre las lesiones de las hojas, y *Colletotrichum* sp., que presentó acérvulos setosos cubriendo toda la hoja (estos géneros se hallaban en hojas distintas). Dado que cualquiera de los tres hongos mencionados podría ser el causante de las lesiones, no se puede asegurar cuál está actuando como patógenos en este caso y cuales son sólo saprófitos hasta llevar a cabo los postulados de Koch (Koch 1884).

Discusión

Se ha documentado en algunas especies de plantas, la modificación de la población microbiana del suelo, lo que afecta el valor adaptativo de sus plántulas, al disminuir tanto la supervivencia como el crecimiento, lo cual es un importante factor que determina la estructura y dinámica de los bosques. Por ejemplo el caso de *Prunus serotina*, del cual se sabe que los adultos pueden afectar la dinámica de la población y la distribución espacial de las plántulas de esta especie, gracias a los microorganismos que se acumulan en el suelo a su alrededor (Packer & Clay 2003)

Para el caso de *P. purpurea*, se encontró que el número de árboles de esta especie cercanos a la parcela, probablemente no ejercen una influencia sobre las plántulas en lo que al hongo respecta, ya que en ocasiones lejos de los adultos era posible encontrar muchas plantas infectadas, en ocasiones en mayor proporción que cerca de 2 o 3 adultos. Esto podría deberse a que al aumentar la distancia a los adultos se encuentran plántulas de mayor tamaño, y se demostró que estas son las que presentan un mayor grado de infección. Gilbert y colaboradores (2007) reportan que no encontraron evidencias de que los árboles adultos actuaran como reservorio para hongos simbióticos que pudieran infectar a las plántulas cercanas de la misma especie, ya que encontraron una desconexión en lo que a micoflora respecta, entre el dosel y el sotobosque, lo que podría estar explicando este fenómeno. Es probable que para el caso de patógenos de suelo o herbívoros hospedero específicos, se pueda observar una relación mucho más fuerte entre el porcentaje de infección y el número de adultos cercanos, ya que no son tan móviles como un hongo de follaje.

El hecho de que la mayor proporción de plantas infectadas se encontrara en los estadios de tamaño mayores así como en los que tenían más hojas puede estar

relacionado con la edad de la plántula. Plantas de mayor tamaño tienen un mayor número de hojas, y esto podría ser un indicador de que tienen una mayor edad, por lo que tienen un mayor período de contacto o de exposición a los patógenos del sitio. Todo parece indicar que la plántula no trae el hongo en ella desde la etapa de semilla, debido a la gran proporción de plántulas pequeñas (menores a 15 cm o con una hoja) que no presentaron la infección.

Con respecto a la densidad, los resultados encontrados en este estudio indican que la densidad de plántulas en un área, afecta su valor adaptativo, ya que se incrementa la probabilidad de adquirir la infección foliar. Estos datos concuerdan con los resultados de Packer y Clay (2000) que reportan que la supervivencia de las semillas de *Prunus serotina* decrece al aumentar la densidad de plantas de esa misma especie.

Una de las especies aisladas en los medios de cultivo fue *Pestalotia* sp. (Deuteromycetes, Melanconiales) que con frecuencia están asociadas a hojas de plantas leñosas y son comunes tanto en los ecosistemas templados como en los tropicales. En las zonas templadas, la mayoría de las especies son saprofitas, mientras que en los trópicos causan serios problemas de quemaduras en las hojas de árboles. Por ejemplo *P. subcuticularis* se ha observado en hojas de *Hymenaea coubaril*, un árbol tropical muy relacionado con *P. purpurea* y de importancia por la producción de resinas (Fail & Langenheim, 1990) y *Pestalotiopsis paeoniae* (especie cercanamente relacionada) en hojas de árboles de *Virola koschnyi* en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica (Guerrero 2000).

Phoma sp., otro de los hongos aislados en el medio de cultivo, es un género de hongos patógenos, y se ha reportado atacando varias especies de plantas. Bajo condiciones de alta humedad y temperaturas moderadas, este hongo infecta principalmente hojas jóvenes y tallos, llevando a la destrucción de los tejidos fotosintéticos. La enfermedad de manchas foliares causada por este hongo ha resultado en grandes pérdidas de plantaciones de café (*Coffea arabica* L.) (Barguil *et al.* 2005).

El otro posible agente causal de las lesiones de *P. purpurea*, encontrado en los medios de cultivo y las hojas, es *Colletotrichum gloeosporoides*. En el 2001, Rodríguez determinó que el agente causal de las lesiones foliares en Tempisque (*Sideroxylon capiri*) era *C. gloeosporoides*, después de haber seguido los postulados de Koch. En su tesis, Rodríguez encontró un patrón de manchas en las hojas muy similar al que se encontraron para *P. purpurea* en el presente trabajo. Incluso en las hojas de cámara húmeda se encontraron las mismas estructuras reproductivas del hongo, los acérvulos setosos, y en PDA el hongo creció y esporuló, al igual que en *P. purpurea*. Las hojas infectadas con *C. gloeosporoides* en árboles adultos pueden proporcionar el inóculo primario para la infección de las plántulas presentes en el bosque. Este hongo es un saprófito facultativo porque tiene la habilidad de sobrevivir en tejidos necrosados y puede sobrevivir en hojas caídas hasta que aparece nuevo follaje en las plantas susceptibles (Rodríguez 2001).

Es importante resaltar la necesidad de realizar estudios más detallados en esta especie, ya que a pesar de que se tienen indicios de cuál podría ser el agente causal de la enfermedad, aún no es seguro. Pruebas de laboratorio e invernadero serían fundamentales para llegar a establecer cuál es el hongo que causa las lesiones circulares en *P. purpurea*. Esto podría ayudar a emplear técnicas apropiadas de manejo en futuros planes de reforestación utilizando esta especie, teniendo claro que altas densidades de plantas podrían aumentar la incidencia del hongo.

Agradecimientos

Agradezco a los coordinadores del curso, Federico Bolaños, Jorge Lobo y Eduardo Chacón por su valioso aporte en el diseño experimental de este trabajo y por sus comentarios durante el desarrollo del mismo así como en la redacción del documento final.

Bibliografía

- Arauz, L.F. 1998. Fitopatología-un enfoque agroecológico. Primera edición. Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 467 p.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: den Boer, P.J. & G. R. Gradwell (eds.). Dynamics of populations. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands. Pp. 298-312.
- Fail, G.L. & H. Langenheim.. 1990. Infection processes of *Pestalotia subcuticularis* on leaves of *Hymenaea courbaril*. Phytopathology. 80 (11): 1259-1265.
- Gilbert, G.S., D.R. Reynolds & A. Bethancour. 2007. The Patchiness of epifoliar fungi in tropical forests: host range, host abundance, and environment. Ecology. 88(3):575-581.
- Guerrero, Z.V. 2000. Infección de *Pestalotiopsis paeoniae* (Servazzi) Stey. en árboles de *Virola koschnyi* Warb. (Myristicaceae) bajo condiciones naturales y de plantación experimental (Tesis de maestría). Universidad de Costa Rica. 75 p.
- Herrera, T & M. Ulloa. 1990. El reino de los hongos. Micología básica y aplicada. Primera edición. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México. 552 p.
- Holdridge, L.R., L.J. Poveda & Q. Jiménez. 1997. Árboles de Costa Rica: volumen 1. Segunda edición. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica. 544 p.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and number of tree species in tropical forests. American Naturalist. 104: 501-528.
- Jiménez, Q. 1993. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. INCAFO, San José, Costa Rica. 121 p.
- Koch, R. 1884. Die Aetiologie der Tuberkulose. Mitt Kaiser Gesundh. 2:1-88.
- Knogge, W. 1996. Fungal infection of plants. The Plant Cell. 8: 1711-1722.
- Packer, A. & K. Clay. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedlings mortality in a temperate tree. Nature. 404: 278-281.
- Packer, A. & K. Clay. 2003. Soil pathogens and *Prunus serotina* seedling and sapling growth near conspecific trees. Ecology. 84 (1): 108-119.
- Quesada, F.J., Q. Jiménez, N. Zamora, R. Aguila & J. González. 1997. Árboles de la Península de Osa. Primera edición. Instituto Nacional de Biodiversidad. Heredia, Costa Rica. 412 p.
- Rocha, O.J., B. Vílchez & A.L. Araya. 2006. A mast fruiting episode of the tropical tree *Peltogyne purpurea* (Caesalpinaceae) in the Osa Península, Costa Rica. Revista de Biología Tropical. 54: 1151-1155.

Cuadro 1: Frecuencia de plántulas de *Peltogyne purpurea* por categoría de tamaño y estado de infección que presentan, Golfito, enero 2008.

Tamaño	sin hongo	infección temprana	infección tardía
De 0 a 15 cm	53	4	2
De 16 a 30 cm	696	208	228
De 31 a 45 cm	347	137	262
Mayores a 45 cm	11	6	36

Cuadro 2: Frecuencia de plántulas por categoría de número de hojas en relación al estado de infección que presentan, Golfito, enero 2008.

Cantidad de hojas	sin hongo	infección temprana	infección tardía
De 1 a 3	818	199	255
De 4 a 6	280	151	262
De 7 a 15	9	5	11

Cuadro 3: Lista de los géneros encontrados en las tres placas de petri para cada tratamiento a los 10 días de iniciado el cultivo, Laboratorio de fitopatología, UCR, febrero 2008. (*patógenos foliares)

Tratamiento	Placa 1	Placa 2	Placa 3
Control	<i>Colletotrichum</i> * <i>Pestalotia</i> * Bacterias	<i>Colletotrichum</i> * Bacterias	<i>Pestalotia</i> *
Infección Temprana	<i>Phoma</i> * <i>Pestalotia</i> * <i>Colletotrichum</i> * <i>Trichoderma</i> <i>Aspergillus</i> Bacterias	Bacterias	<i>Pestalotia</i> * <i>Micelio estéril</i> Bacterias
Infección Tardía	<i>Phoma</i> * <i>Pestalotia</i> * <i>Aspergillus</i> Bacterias	<i>Pestalotia</i> * <i>Micelio estéril</i>	<i>Pestalotia</i> * <i>Rhizopus</i>

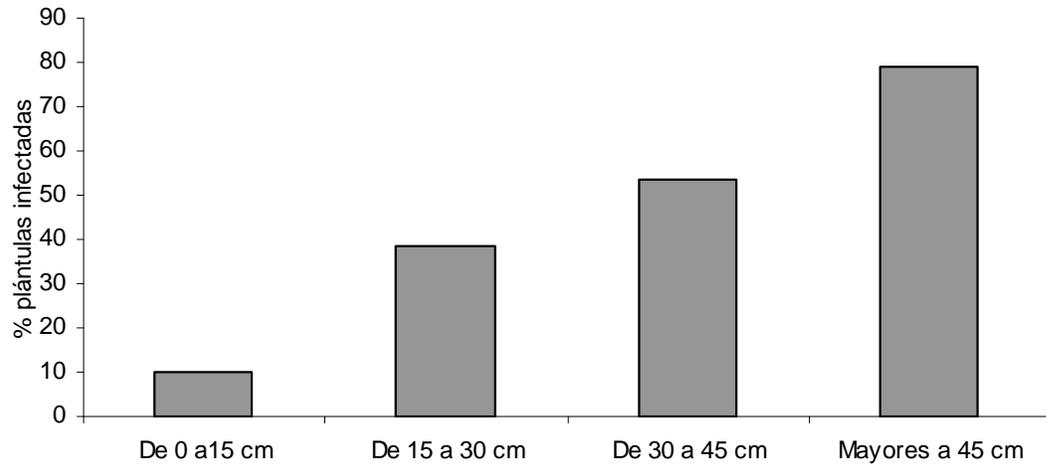


Fig. 1: Porcentaje de plántulas infectadas para cada categoría de tamaño, Golfito, enero 2008.

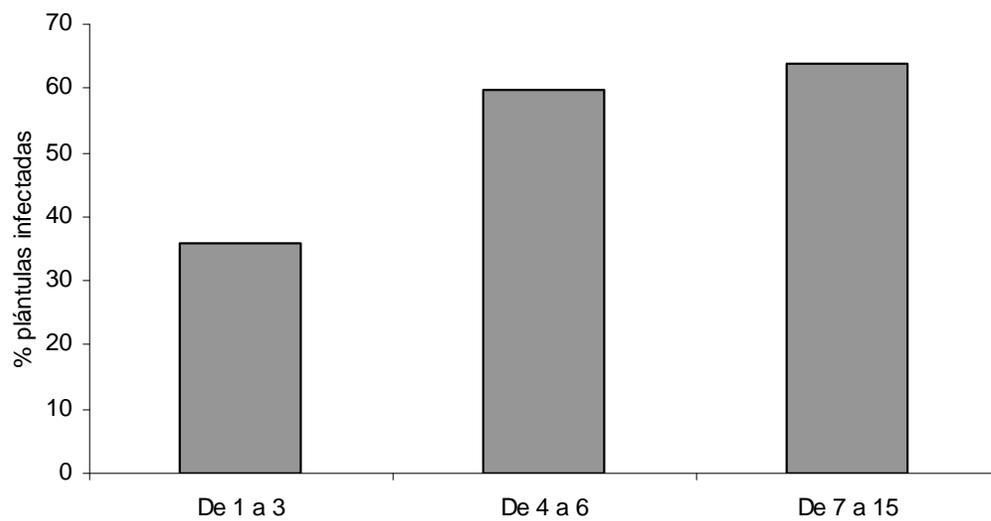


Fig. 2: Porcentaje de plántulas infectadas para cada categoría de número de hojas, Golfito, enero 2008.

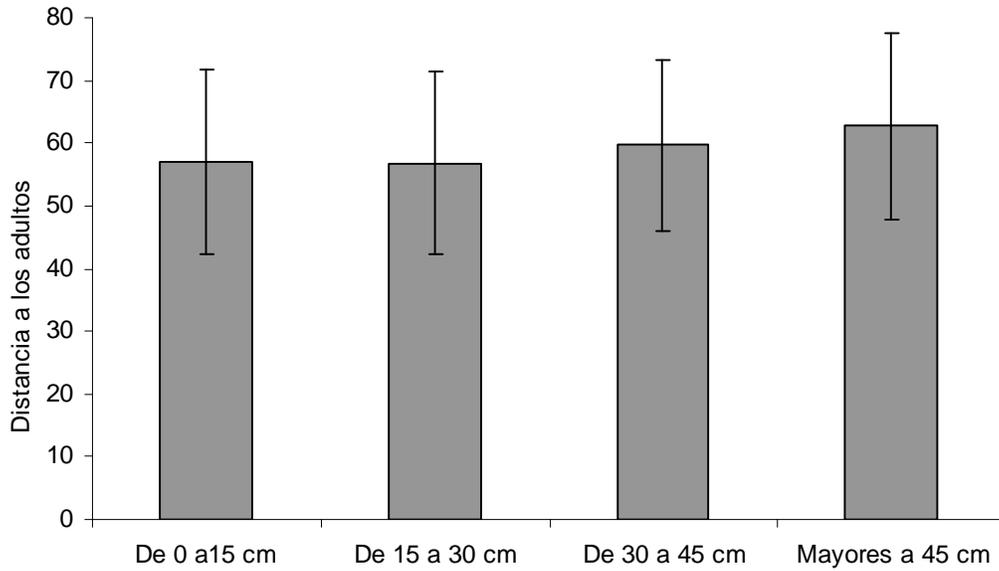


Fig. 3: Promedio y desviación estándar de la distancia a los adultos (m) para las cuatro categorías de tamaño de plántulas, Golfito, enero 2008.

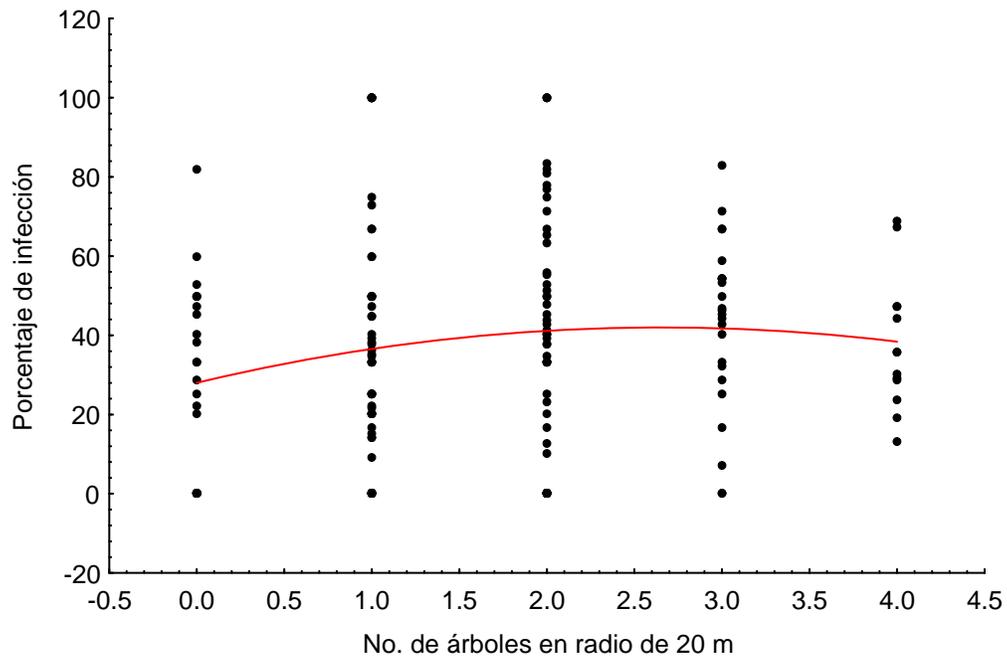


Fig. 4: Relación entre el número de árboles dentro de un radio de 20 metros y el porcentaje de plántulas infectadas en la parcela, Golfito, 2008

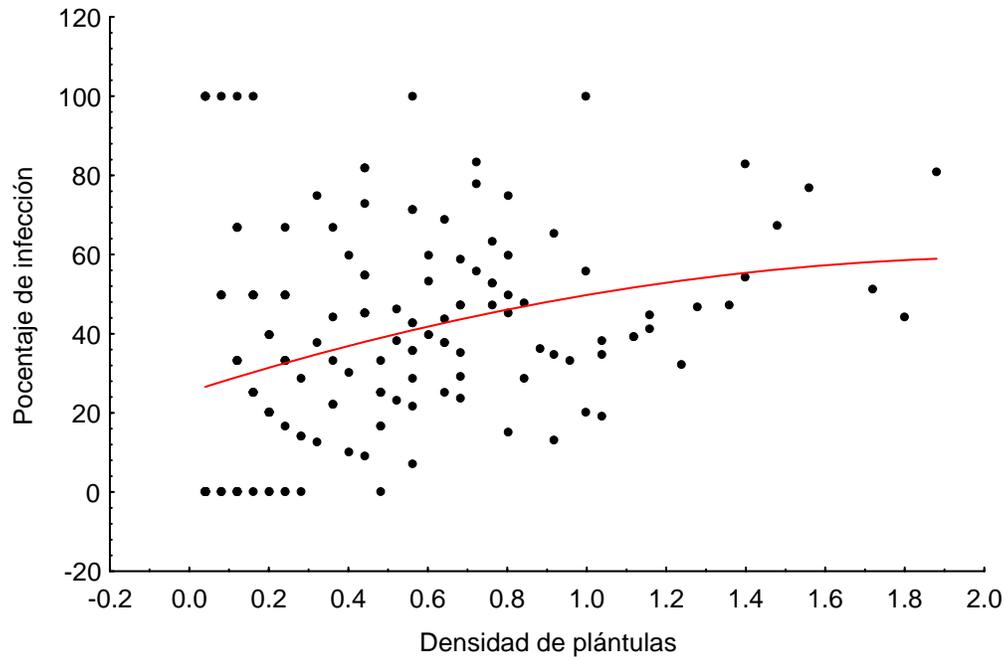


Fig. 5: Relación entre la densidad de plántulas en la parcela y el porcentaje de plántulas infectadas en la misma, ($R^2= 0.0974$), Golfito, 2008.

Aspectos demográficos de *Carapa nicaraguensis* (Meliaceae) en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito

Dennis Jiménez Vargas

Los bosques tropicales se caracterizan por presentar una la mayor biodiversidad en el mundo. Sin embargo, la pérdida del hábitat se mantiene como la amenaza más seria para la supervivencia de miles de especies (Saunders *et al.* 1991; Couvet 2001). Muchas especies forestales se encuentran actualmente en peligro de extinción; y la presión para su aprovechamiento es muy fuerte (Lowe *et al.* 2005). Entonces, es conveniente evaluar el estado demográfico de las poblaciones remanentes de árboles en áreas protegidas y no protegidas, con el fin de asegurar el mantenimiento de las mismas a corto y largo plazo (Alvarez-Buylla *et al.* 1996; Lobo y Castillo 2006; Klimas *et al.* 2007).

Las especies de árboles tropicales presentan generalmente bajas densidades de individuos reproductivos (Alvarez-Buylla *et al.* 1996; Lowe *et al.* 2005). Además, la sombra de semillas de muchas especies se encuentra limitada a zonas cercanas a la planta madre (limitación de dispersión), y por lo tanto, la germinación y establecimiento de muchas plántulas se presenta en ambientes donde puede existir competencia con el árbol adulto (Jordano y Godoy 2002). Entonces, es común que las plántulas exitosas (las que crecen para convertirse en juveniles y adultos) se distribuyan a una distancia considerable de los individuos adultos. Sin embargo, la sombra de semillas puede verse afectada por factores físicos como el viento, gravedad y el agua; y por factores bióticos como dispersores y predadores. Se han propuesto otras hipótesis que explican la distribución contrastante entre plántulas e individuos mayores; por ejemplo se atribuye la distribución espacial de los individuos a la influencia de los enemigos naturales de las semillas y las plántulas en las primeras etapas de vida (modelo de Janzen-Connell) (Robles 1997, Solís 2000).

Por otra parte, la razón de crecimiento en altura y diámetro influye en la capacidad de la población para reclutar individuos en los diferentes estadios de desarrollo (probabilidad de transición), siendo muy importante el reclutamiento en los estadios reproductivos. Entonces, es necesario analizar a largo plazo las tasas crecimiento de los árboles con el fin de estimar el tamaño de población en el futuro y su capacidad reproductiva (Clark *et al.* 1999).

Carapa nicaraguensis D.C. (Meliaceae) es una especie de gran importancia forestal en Costa Rica. Los adultos alcanzan el nivel de dosel, y se distribuyen predominantemente en zonas cenagosas (cerca de ríos, quebradas y pantanos), aunque en sitios de alta precipitación es posible encontrarla en terrenos empinados. Es una planta tolerante a la sombra, pero el crecimiento de plántulas y juveniles se ve aumentado en zonas con aperturas del dosel. Los adultos alcanzan hasta 2m de DAP y 45m de altura. *C. nicaraguensis* es monoica, produce flores pequeñas (diámetro ~3-5mm) y es polinizada posiblemente por pequeñas abejas o polillas. La floración tiende a ser sincrónica dentro de una población, pero el pico de floración varía entre poblaciones (la población estudiada se encontraba en época de floración en enero de 2008). Produce frutos globosos con 8 semillas angulares grandes (~4cmX6 cm c/u) con alto contenido de material de reserva, que le permite a las plántulas crecer ~50cm y producir su primera hoja luego de germinar; superando los niveles de inundación y aventajando a otras plantas del sotobosque en el acceso a la luz. La dispersión depende del agua y depredadores de semillas (guatusas, tepezcuintes y chanchos) en zonas cenagosas; y posiblemente la gravedad sea el vector

más importante en terrenos empinados (McHargue y Hartshorn 1991; Gentry 1993; Flores 1994; Dayanandan *et al.* 1999).

El objetivo de esta investigación es evaluar algunos aspectos demográficos de una población de *Carapa nicaraguensis* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. Dentro de los aspectos a evaluar se encuentran: (1) la distribución de individuos según clase de tamaño, (2) la distribución espacial de clases de individuos jóvenes respecto al individuo adulto más cercano, (3) la distribución de individuos respecto a la pendiente del terreno, y por último, (4) estimar la tasa de crecimiento de una sub-muestra de juveniles. Los resultados se discuten con relación a aspectos ecológicos y de historia natural de la especie.

Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo en el mes de enero de 2008 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (RNVS Golfito), Puntarenas, Costa Rica. Según la clasificación de zonas de vida de Holdridge, este bosque se clasifica como Muy Húmedo Tropical, con una precipitación anual media que oscila entre los 4000mm a 6000mm (Hartshorn 1991).

Como estrategia de muestreo, se seleccionaron al azar 135 cuadrículas (5m x 5m) pertenecientes a la Parcela Forestal Permanente situada en el sector de La Gamba; en esta parcela forestal, con una extensión de 1Ha, se han identificado a nivel de especie o género los árboles con DAP > 5cm. En este estudio se incluyeron todos los árboles de *C. nicaraguensis* previamente ubicados en la Parcela Forestal (n=20). Para aumentar la muestra de adultos y abarcar otras áreas del RNVS Golfito, se trazaron 3 parcelas circulares con un radio de 15m centradas en individuos adultos de *C. nicaraguensis*. El área total de muestreo para plántulas y juveniles (DAP < 5cm) fue de 5494.5m², mientras que para juveniles (DAP > 5cm) y adultos de 12119.5 m².

Para cada individuo de *C. nicaraguensis* se determinaron 5 características: (1) El DAP se midió utilizando una cinta diamétrica. En adultos se midió sobre el nivel de las gambas; aunque no fue posible obtener esta medida para árboles cuyas gambas iniciaban a más de 2m de altura (DAP > 100cm). (2) La altura se estimó con una cinta métrica para individuos con altura < 10m, para el resto de individuos se estimó altura > 10m. (3) La distancia al individuo adulto más cercano se determinó (a) en la Parcela Forestal a partir de la distancia (en ejes x y) entre cada individuo y el punto de referencia de cada cuadrícula, según el sistema coordinado de la Parcela; y (b) en las parcelas circulares se midió la distancia al adulto que determina dicha parcela. Alrededor de la Parcela Forestal se buscaron e incluyeron en el estudio los individuos adultos cercanos al borde pero en el exterior de la parcela, pues estos pueden ser productores de plántulas y juveniles cercanos al borde. (4) La pendiente del terreno donde se encontró cada individuo se determinó mediante el uso de un clinómetro calibrado en grados. Por último, (5) se observó el estado reproductivo de cada individuo.

Las plantas encontradas fueron clasificadas en clases de tamaño según el diámetro y la altura: la clase Plántulas incluye los individuos con diámetro menor a 1cm y altura menor a 2m; la clase Juveniles A incluye los individuos con un DAP entre 1cm y 5cm, y altura entre 2m y 10m; la clase Juveniles B incluye los individuos con DAP entre 5cm y 20 cm, y con altura mayor a 10m; la clase de Adultos menores incluye los individuos con DAP entre 20cm y 50cm, y con altura mayor a 10m; por último, la clase de Adultos mayores incluye los individuos con DAP mayor a 50cm y con altura mayor a 10m.

Se establecieron categorías de distancia al adulto más cercano (0 a 5m; 5 a 10m, 10 a 15m, 15 a 25m, 25 a 35m, 35 a 45m y 45 a 55m). Se utilizaron pruebas de Kolmogorov-Smirnov (K-S) de dos muestras para determinar diferencias en la distribución

del número de individuos (entre las clases Plántulas, Juveniles A y B) respecto a la distancia al adulto más cercano.

Se establecieron categorías de pendiente de terreno (0° a 20° , 20° a 40° y $>40^\circ$). Por último, se calculó la tasa de crecimiento de DAP en un año para 14 individuos juveniles de *C. nicaraguensis* ubicados en la Parcela Forestal Permanente (censos de 2007 y de 2008).

Resultados

En el área de estudio se analizaron 154 individuos de *Carapa nicaraguensis*. Se encontraron plantas en todas las clases de tamaño, y como en otras especies de árboles tropicales, se observa que las plántulas tienen la mayor representación en el censo (Cuadro 1). Los Adultos menores tienen potencial reproductivo (DAP promedio 34.4 ± 9.9 cm), aunque cinco individuos de esta clase (con DAP: 21.0cm, 24.1cm, 26.4cm, 39.1cm y 44.3cm) no presentaron floración durante enero de 2008. Por otra parte, todos los individuos dentro de la clase de Adultos mayores presentaron floración en ese mismo periodo (DAP promedio 78.2 ± 18.6 cm con $n=5$ individuos; los restantes 3 individuos presentaban DAP cercano a 100cm, que no se pudo medir con exactitud por presentar gambas de más de 2.5m de altura).

Los individuos de la clase Plántulas presentan la distribución esperada para las poblaciones de plantas con limitación de dispersión (distancia promedio al adulto más cercano 13.2 ± 10.6 m), donde la mayor cantidad de individuos se encuentran cercanos a los adultos reproductivos (Figura 1). En las clases de juveniles no se presenta esta distribución tan claramente (distancia promedio al adulto más cercano Juveniles A 13.5 ± 10.9 m y Juveniles B 23.6 ± 11.6 m) (Figura 1). La distribución de individuos respecto al adulto más cercano difiere entre Plántulas y Juveniles A (K-S: $d_{\text{máx}} = 0.594$; $n = 78$ y 40 ; $p < 0.001$) y entre Plántulas y Juveniles B (K-S: $d_{\text{máx}} = 0.594$; $n = 78$ y 16 ; $p < 0.001$); pero no difiere entre ambas clases de Juveniles (K-S: $d_{\text{máx}} = 0.212$; $n = 40$ y 16 ; $p > 0.10$).

Se encontró que la mayoría de individuos de *C. nicaraguensis* se distribuye en terrenos de poca pendiente (0° a 20°) y pendiente moderada (20° a 40°). Sin embargo, se observa que *C. nicaraguensis* puede establecerse aún en zonas de pendiente fuerte ($>40^\circ$) (Figura 2). La tasa promedio de crecimiento para los 14 individuos juveniles de *C. nicaraguensis* fue de 0.7 ± 0.4 cm (Figura 3).

Discusión

La distribución de número de individuos de *C. nicaraguensis* según el estadio de desarrollo obtenida en este estudio concuerda con lo reportado para otras especies de árboles tropicales (Alvarez-Buylla *et al.* 1996). Los individuos adultos invierten recursos en la producción de un número considerable de semillas; de este grupo de semillas una proporción alcanza la etapa de plántula. Es en este estadio donde se da una alta mortalidad, y por ende, las clases de juveniles y adultos presentan niveles de reclutamiento considerablemente menores.

Robles (1997) realizó un censo para la misma especie (bajo el nombre de *Carapa guianensis*) en 0.6Ha de RNVS Golfito, en un área cercana a la Parcela Forestal dentro de la cuenca de la Quebrada La Gamba. Robles reporta un mayor número de individuos de *C. nicaraguensis* en comparación con el presente estudio ($N=313$ en 1997 vs. $N=154$ en 2008). También se obtiene en este estudio una menor proporción de individuos para las clases de Plántulas; pero se observa la tendencia inversa en las clases de Juveniles y Adultos (Cuadro 2). Cabe destacar que la reducción en el número de individuos hacia clases de edad mayores es menos drástica en este censo. Esto puede deberse a dos

aspectos: (1) a un menor reclutamiento de plántulas (a partir de semillas) o una mayor mortalidad de plántulas (la proporción de estadios tempranos es de hecho reducida); y (2) a un mayor reclutamiento de Plántulas hacia las clases de Juveniles y de Juveniles a Adultos. No obstante, en este estudio se encontraron 60 individuos juveniles, mientras que Robles (1997) encontró solamente 12 individuos que presentan tamaños similares; esto sugiere que en esta área se da un mayor reclutamiento de juveniles. Estas diferencias entre ambos censos pueden deberse a cambios demográficos en el tiempo o a diferencias de hábitat entre sitios cercanos; pero con la información disponible estos factores no pueden separarse.

La densidad de adultos con potencial reproductivo de *C. nicaraguensis* en RNVS Golfito reportada por Robles (1997) (41.4 indiv./Ha.) es mayor a la densidad determinada en este estudio (13.2 indiv./Ha., combinando adultos menores y mayores). A pesar de ello, la densidad de individuos reproductivos para *C. nicaraguensis* estimada en ambos periodos, es mucho mayor a la reportada para muchas otras especies de árboles neotropicales (<1 individuo/Ha) (Alvarez-Buylla *et al.* 1996; Kang y Bawa 2003). Sin embargo, el género *Carapa* muestra generalmente una alta densidad de individuos reproductivos, aunque existe variación regional. Por ejemplo, para *Carapa guianensis* se ha estimado una densidad de 2.5 indiv./Ha en Pará, Brazil (Cloutier *et al.* 2007); de 25.7±0.4 indiv./Ha en bosques que ocasionalmente se inundan y 14.6±3.9 indiv./Ha en bosques *terra firme* en Acre, Brazil (Klimas *et al.* 2007); y de hasta 62 indiv./Ha en Costa Rica (McHargue y Hartshorn 1983 citado por Klimas *et al.* 2007).

Los resultados sugieren que la población de *C. nicaraguensis* en RNVS Golfito presenta sincronía de floración. La totalidad de los Adultos mayores muestreados se encontraba en periodo reproductivo. Además, otros individuos no muestreados ubicados en otras zonas del Refugio (entrarían en la clase de Adultos mayores; n= 14), también se encontraban en fase reproductiva durante enero de 2008 (obs. pers.). Esta estrategia de floración aumenta la probabilidad de que los individuos reciban polen de otros individuos (mayor exo-cruzamiento), y como se ha observado en otras especies arbóreas, es posible que la progenie producto de exocruzamiento muestren mayor vigor (Dudash y Fenster 2000; Ward *et al.* 2005), lo que favorece el éxito reproductivo en la población. Para *Carapa guianensis* se ha observado que los árboles con DAP >20cm presentan capacidad de floración (Cloutier *et al.* 2007; Klimas *et al.* 2007), aunque la producción de frutos se da en individuos con DAP>30cm (Cloutier *et al.* 2007). De los adultos estudiados con producción de flores durante este estudio, el de menor tamaño presentaba un DAP de 32.2cm, lo que sugiere que *C. nicaraguensis* puede presentar un patrón similar al observado en *C. guianensis*.

La mayor proporción de plántulas se encuentra en una distancia relativamente corta desde el individuo adulto más cercano (<15m) (Fig. 1). Esto sugiere que la dispersión de semillas de *C. nicaraguensis* es limitada. Una posible razón para esta tendencia es el gran tamaño de las semillas: grupos de organismos que son buenos dispersores, como aves y murciélagos, no tiene la capacidad de remover las semillas del suelo; pero roedores, como tepezcuintes y guatusas, se alimentan de las semillas (destruyendo la mayoría) y almacenan algunas en el suelo (a veces lejos del árbol materno); estas últimas tiene la posibilidad de germinar y establecerse, pero esta dispersión es poco efectiva. Por otra parte, las semillas de *C. nicaraguensis* no permanecen mucho tiempo en el banco de semillas, pues la gran cantidad de tejido nutritivo le permite a la semilla germinar y alcanzar una altura considerable (~50cm) en poco tiempo. Esta rápida germinación reduce la probabilidad de dispersión, y por ende, las plántulas quedan agrupadas cerca del árbol madre. Por último, deben tomarse en

cuenta otros vectores en el proceso de dispersión de semillas de *C. nicaraguensis*; es muy probable que en zonas de pendiente moderada y fuerte, la distribución de plántulas sea más lejana respecto al individuo adulto por efecto de la gravedad.

Es interesante destacar la presencia de plántulas a distancias mayores a 25m desde el individuo adulto más cercano (Fig. 1). La llegada de estos individuos a tales distancias se debe posiblemente a la acción de animales dispersores (roedores) o la acción de la gravedad en terrenos con pendiente. Es posible que estos individuos tengan mejores condiciones para sobrevivir y crecer que plántulas más cercanas al adulto, y por ende, estas plántulas pueden tener mayor probabilidad de ser reclutados en las clases de tamaño superiores. Esta sería la razón de que las clases de Juveniles no presentan la misma distribución que las Plántulas. La mayor proporción de Juveniles A se encuentra después de los 15m a partir del individuo adulto más cercano y de Juveniles B después de los 25m. A esa distancia del adulto, es posible que el efecto de la competencia por la luz y otros recursos con el árbol adulto sea reducido; y también es probable que haya un menor número de conespecíficos (otras plántulas y/o adultos), lo que reduce la competencia y la probabilidad de atraer enemigos (herbívoros y patógenos; Modelo Janzen-Connell).

Sin embargo, debe tenerse precaución al interpretar la distribución de Plántulas y Juveniles respecto al individuo adulto más cercano, pues es posible que el árbol madre de una progenie en particular no sea el adulto más cercano, sino otro adulto lejano que logró dispersar una semilla a gran distancia. Para comprobar la maternidad de un individuo se pueden utilizar otros métodos, como el uso de marcadores físicos (tintes) o moleculares (microsatélites). No obstante, debido al tamaño de la semilla, es adecuado suponer que el progenitor para una mayoría de plántulas y juveniles es el adulto más cercano. Además, el efecto de competencia o atracción de enemigos será similar si el adulto y la plántula están o no emparentados, lo que produce el mismo efecto en la probabilidad de reclutamiento.

Cerca del 50% de los individuos de *C. nicaraguensis* en el área de estudio se encontró en terrenos de pendiente leve (0° a 20°), y sólo el 9% en terrenos con fuerte inclinación ($>40^{\circ}$). El hecho de encontrar el restante 41% en zonas con pendiente moderada (20° a 40°) es inesperado, pues las condiciones de estos terrenos se ajustan muy poco a las características de "preferencia" que se han descrito para el género *Carapa*: terrenos llanos, cerca de fuentes de agua y con inundaciones periódicas (McHargue y Hartshorn 1991; Hall *et al.* 1994; Dayanandan *et al.* 1999; Cloutier *et al.* 2007; Klimas *et al.* 2007). La alta humedad en la zona es lo que posiblemente permite el establecimiento de individuos de *C. nicaraguensis* en terrenos con pendiente. Es interesante notar que el número de adultos es similar en las tres clases de pendiente, y que la mayoría de plantas dentro de la clase Juveniles B se encuentra en zonas de fuerte pendiente (Figura 2). En muchos de los individuos en estas condiciones, se observa el desarrollo de gambas prominentes que probablemente dan soporte mecánico en estos sitios; caso contrario se observa en zonas llanas (ej. en Mogos, Península de Osa), donde el desarrollo de gambas es menor (obs. pers.).

La tasa de crecimiento para *C. nicaraguensis* obtenida en este estudio debe tomarse con precaución. Una buena estimativa de crecimiento debe incluir una muestra representativa de la población, métodos estandarizados para la especie de interés y múltiples estimaciones a largo plazo (Clark *et al.* 1999). No obstante, es posible que *C. nicaraguensis* presente tasas de crecimiento mayores que otras especies neotropicales no pioneras (Lobo y Castillo 2006). Un caso similar se presenta en la especie emergente *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae), donde el crecimiento promedio anual en DAP ronda

los 2cm. En esta especie, los individuos de clases intermedias de DAP poseen las mayores razones de crecimiento, y tanto plántulas como individuos de gran diámetro presentan menor crecimiento anual (Zuidema y Boot 2002).

En resumen, el censo de la población de *Carapa nicaraguensis* en el RNVS Golfito muestra que las plántulas representan la mayor proporción de la población (51%), seguidas por una proporción considerable de juveniles (39%) y por último los adultos (10%). Una alta proporción de plántulas se distribuyen en las proximidades de individuos adultos (<15m), mientras que los juveniles presentan una mayor distribución a más de 15m de individuos adultos. *Carapa nicaraguensis* se encuentran principalmente en sitios con pendiente de leve a moderada (<40° de pendiente). El crecimiento diamétrico de *C. nicaraguensis* en la zona de estudio parece ser considerablemente mayor que otras especies neotropicales.

Bibliografía

- Álvarez-Buylla, E., R. García-Barrios, C. Lara-Moreno, y M. Martínez-Ramos. 1996. Demographic and Genetic Models in Conservation Biology: Applications and Perspectives for Tropical Rain Forest Tree Species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 387-421.
- Clark, J., B. Beckage, P. Camill, B. Cleveland, J. Hillerislammers, J. Litcher, J. McLachlan, J. Mohan y P. Wyckoff. 1999. Interpreting recruitment limitation in forest. *Am. J. Bot.* 86: 1-16.
- Cloutier, D., M. Kanashiro, A. Ciampi y D. Schoen. 2007. Impact of selective logging on inbreeding and gene dispersal in an Amazonian tree population of *Carapa guianensis* Aubl. *Mol. Ecol.* 16: 797-809.
- Couvet, D. 2001. Deleterious Effects of Restricted Gene Flow in Fragmented Populations. *Conservation Biology* 16: 369-376.
- Dayanandan, S., J. Dole, K. Bawa y R. Kesseli. 1999. Population structure delineated with microsatellite markers in fragmented populations of a tropical tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). *Mol. Ecol.* 8: 1585-1592.
- Dudash, M. y C. Fenster. 2000. Inbreeding and outbreeding depression in fragmented populations. p.35-53. En: Young, G. y G. Clarke (eds). *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*. Cambridge University Press, UK.
- Flores, E. 1994. *Carapa guianensis*. *Arboles y Semillas del Neotrópico* 3: 27-56.
- Gentry, A. 1993. *A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America*. The University of Chicago Press, USA. 895p.
- Hall, P., L. Orrell y K. Bawa. 1994. Genetic Diversity and Mating System in a Tropical Tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). *Am. J. Bot.* 81: 1104-1111.
- Hartshorn, G. 1991. Plantas. p. 123. En: D. Janzen (ed). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Jordano, P. y J. Godoy. 2002. Frugivore-generated Seed Shadows: a Landscape View of Demographic and Genetic Effects. p. 305-321. En: D. Levey, W. Silva y M. Galletti (eds). *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International.

- Kang, H y K. Bawa. 2003. Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. *Am. J. Bot.* 90:865-876.
- Klimas, C., K. Kainer y L. Wadt. 2007. Population structure of *Carapa guianensis* in two types in the southwestern Brazilian Amazon. *Forest Ecol. Manage.* 250: 256-265.
- Lobo, J. y M. Castillo. 2006. Demografía de especies maderables de la Península de Osa. Proyecto del Programa Conjunto INBio-SINAC, Costa Rica. 24p.
- Lowe, A., D. Boshier, M. Ward, C Bacles y C. Navarro. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95: 255-273.
- McHargue, L. y G. Hartshorn. 1991. *Carapa guianensis* (Meliaceae) (Cedro Macho, Caobilla). p. 209-210. En: D. Janzen (ed). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Robles, T. 1997. Análisis Poblacional de *Carapa guianensis*: Evaluación del Modelo Janzen-Connell. p. 140-145. En: Bolaños, F., J. Lobo y D. Briceño (eds). *Curso de Biología de Campo*, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
- Solís, S. 2000. Niveles de herbivoría según la distancia al árbol adulto más cercana: Evaluación del Modelo Janzen-Connell. p. 140-147. En: Bolaños, F. y J. Lobo (eds). *Curso de Biología de Campo*, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
- Saunders, D., R. Hobbs y C. Margules. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Cons. Biol.* 5: 18-32.
- Ward, M., C. Dick, R. Gribel y A. Lowe. 2005. To self, or not to self... A review of outcrossing and pollen-mediated gene flow in neotropical trees. *Heredity* 95: 246-254.
- Zuidema, P. y R. Boot. 2002. Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. *J. Trop. Ecol.* 18: 1-31.

Cuadro 1. Número absoluto (N) y densidad (D) de individuos de *Carapa nicaraguensis* según clase de tamaño en RNVS Golfito, enero de 2008 (en paréntesis nº individuos en floración).

Clase	Categoría de DAP	Altura (h)	N	D (ind./Ha.)
Plántulas	<1cm	< 2m	78	142.0
Juveniles A	1 a 5 cm	2m a 10m	42	76.4
Juveniles B	5 a 20	>10m	18	14.9
Adultos menores	20 a 50 cm	>10m	8 (3)	6.6
Adultos mayores	> 50 cm	>10m	8 (8)	6.6

Cuadro 2. Proporción de individuos de *Carapa nicaraguensis* según clase de tamaño en dos censos en el RNVS Golfito. *Censo de 1997: N=313 (Robles 1997). **Censo de 2008: N=154 (este estudio).

Censo 1997*			Censo 2008**		
Clase	Categoría de DAP	Proporción	Clase	Categoría de DAP	Proporción
Plántulas	<1cm	0.895	Plántulas	<1cm	0.506
Juveniles	1 a 15cm	0.029	Juveniles	1 a 20 cm	0.390
Subadultos	15 a 40cm	0.010	Adultos menores	20 a 50 cm	0.052
Adultos	>40cm	0.067	Adultos mayores	> 50 cm	0.052

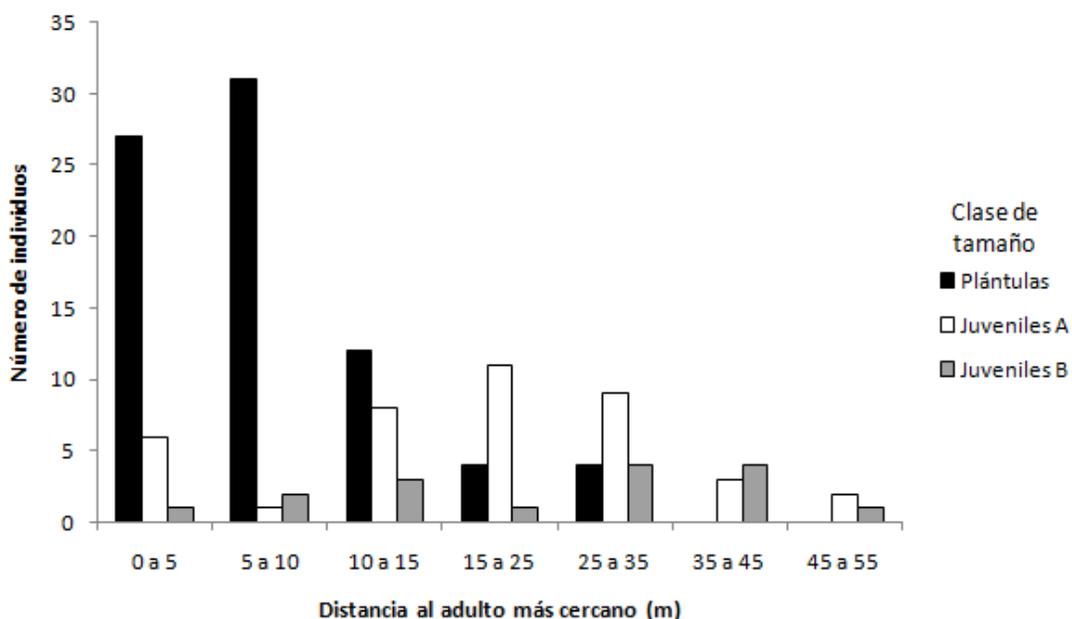


Fig. 1: Número de individuos de *Carapa nicaraguensis* según distancia al adulto más cercano y clase de tamaño, en RNVS Golfito, enero de 2008.

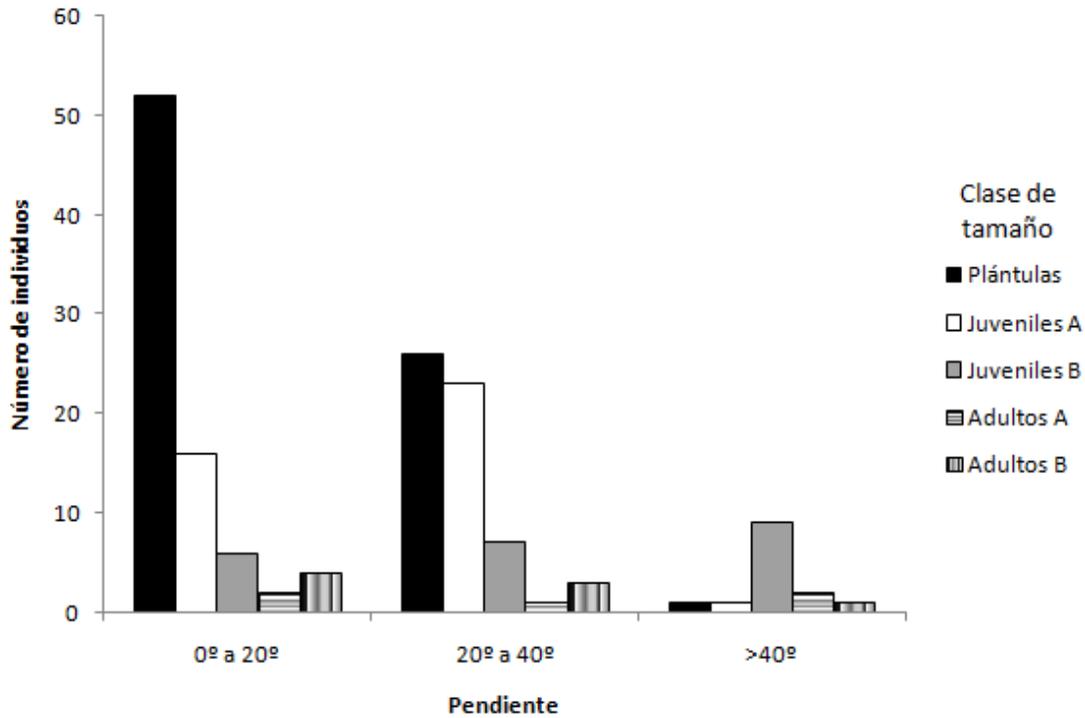


Fig. 2: Número de individuos de *Carapa nicaraguensis* según pendiente del terreno y clase de tamaño, en RNVS Golfito, enero de 2008.

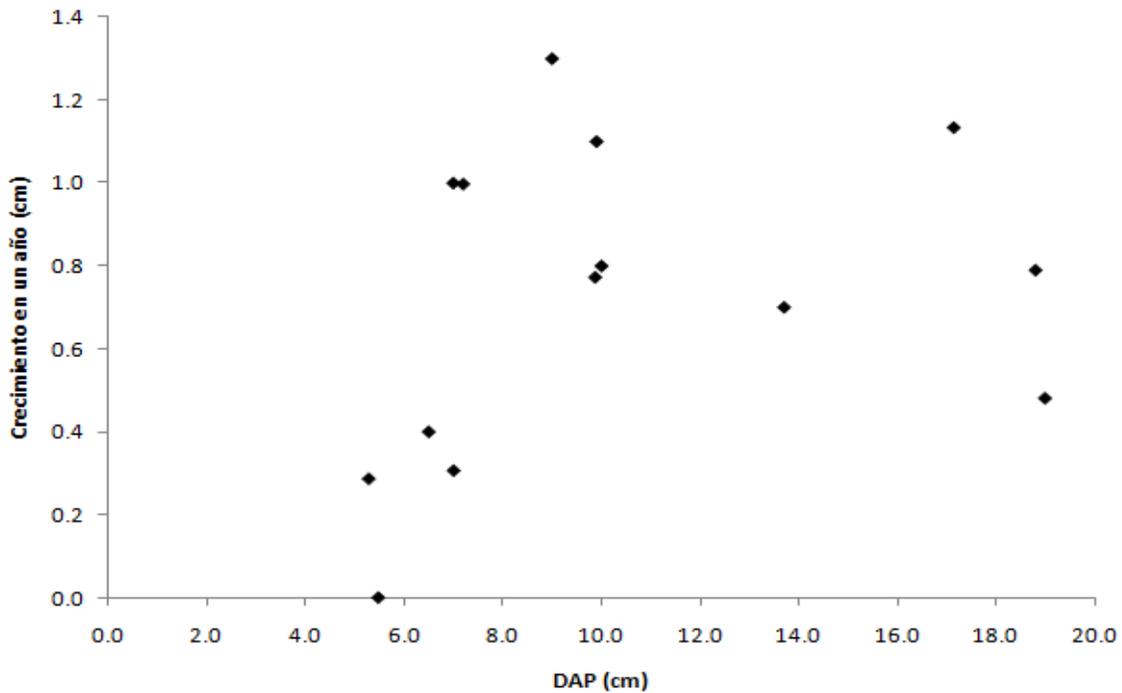


Fig. 3: Crecimiento de DAP en un año de 14 individuos juveniles de *Carapa nicaraguensis* determinado a partir de censos en 2007 y 2008, en la Parcela Forestal Permanente de La Gamba, RNVS Golfito.

Distribución de morfotipos florales y éxito reproductivo en una población de *Psychotria solitudinum* Standl. (Rubiaceae)

Jose P. Jiménez

La heterostilia se define como el posicionamiento recíproco de anteras y estigma en dos (distilia) o tres (tristilia) morfos florales dentro de una misma especie. Ya que la base de este polimorfismo es genética, individuos de una especie distílica solamente producen flores de estilo largo o flores de estilo corto. Las flores de estilo largo tienen el estigma posicionado por encima de las anteras mientras que en las flores de estilo corto las anteras se ubican por encima. Adicional a estas diferencias en morfología floral, las especies heterostilicas típicamente presentan sistemas de incompatibilidad que previenen tanto la fertilización por autopolinización como por polinización entre individuos del mismo morfo floral (Faivre y McDade 2001, Ganders 1979). Este fenómeno es el resultado de una combinación de factores morfológicos, fisiológicos y mecanismos genéticos que se cree promueven una transferencia de polen más eficiente, aumentando así la probabilidad de exocruzamiento de las plantas (Barrett 2002, Kohn y Barrett 1992, Ornduff 1966).

La heterostilia ha sido documentado en más de 28 familias de angiospermas (Barrett 2002) y análisis filogenéticos indican que ha evolucionado de manera independiente en al menos 23 de estas familias (Lloyd y Webb 1992). De este modo es en la familia Rubiaceae donde se encuentran la mayor cantidad de especies distilicas, alrededor de 416 especies en 91 géneros. La heterostilia en Rubiaceae consiste básicamente en un balance entre plantas con flores de estilo largo ("pin") y plantas con flores de estilo corto ("thrum"). Este dimorfismo está comúnmente acompañado por diferencias en la longitud de la corola, largo de los filamentos, tamaño del polen y de las papilas estigmáticas (Anderson 1973).

La aparición de la heterostilia se cree ocurre en poblaciones con altos niveles de endogamia, de manera que la disminución de efectos nocivos producto de la depresión endogámica en conjunto con un aumento en la eficiencia y especificidad durante el transporte del polen proveen una presión de selección suficiente para dar paso a la evolución de este mecanismo; aún más, múltiples autores lo consideran un paso intermedio hacia la evolución de sexos separados, *i.e.* dioicismo en plantas. Es de esta manera que se plantea como hipótesis la posibilidad que el morfotipo "pin" se comporte mayoritariamente como planta hembra, destinando una mayor cantidad de recursos a la producción de frutos, mientras el morfotipo "thrum" respondería como macho produciendo una mayor cantidad de polen (Barrett 2002, Bawa 1980, Charlesworth 2006, Faivre y McDade 2001, Lloyd 1978, Ornduff 1966). Durante este trabajo se pretende poner a prueba esta hipótesis estudiando la proporción de morfotipos florales así como el éxito en la fertilización y alocación de recursos, en términos del número de flores y frutos, producidos por individuo, en una población de *Psychotria solitudinum* Standl. (Rubiaceae).

Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, en la parcela forestal de la fila Gamba y zonas aledañas, durante los meses de enero y febrero del 2008. Este bosque siempre verde es de tipo "muy húmedo tropical", según la clasificación de zonas de vida de Holdridge y es característico de zonas bajas (hasta 250 msnm) con precipitación anual que supera los 4000 mm. (Lobo y Bolaños 2005). En esta área se trabajó con *P. solitudinum* es una especie de sotobosque, de amplia distribución en Costa Rica (tanto en la zona Caribe como Pacífica) y que presenta floración y fructificación durante todo el año. Las flores son amarillas, pequeñas, distílicas y en inflorescencias terminales (Fig. 1).

Dentro de la parcela forestal de la U.C.R. en Golfito (de 100x100m subdividida en 400 cuadrículas de 5 X 5 m), se contaron el total de individuos y se referenciaron en un sistema de coordenadas xy, asimismo para cada individuo se identificó el morfotipo floral y se contabilizó el número de inflorescencias, número de infrutescencias, número de flores por inflorescencia y número de frutos por infrutescencia. Con estos datos se calculó la proporción de flores y frutos como estimativa del éxito reproductivo e indicador de la alocación de recursos. Para el análisis estadístico se realizó una serie de pruebas F para comparar todas las variables de éxito reproductivo entre las plantas “pin” y “thrum”, para normalizar los datos se aplicó la transformación de arco seno (Zar 1999). Además se utilizó el método de Clark y Evans del vecino más cercano para determinar el tipo de distribución espacial (Krebs 1999) así como una prueba de Chi cuadrado para probar la hipótesis de igualdad en la distribución de los morfotipos florales dentro de los parches.

Resultados

Se muestrearon un total de 85 plantas, las cuales presentan un patrón de distribución espacial agrupado (Índice de agregación (R)= 0.80; Prueba Z= -2.93, $p < 0.05$) siendo más frecuente encontrar parches mixtos que de un solo morfotipo floral ($X^2=3.74$, $gl=1$, $p=0.053$) (Fig. 2); asimismo se presenta una proporción 1:1 entre los morfotipos florales con 44 individuos “pin” vs. 41 individuos “thrum” ($X^2=0.11$, $gl=1$, $p=0.948$). No se encontraron diferencias significativas entre la cantidad de inflorescencias ($F=1.34$, $gl=37$, $p=0.545$), flores por inflorescencia ($F=1.02$, $gl=37$, $p=0.968$), infrutescencias ($F=1.73$, $gl=37$, $p=0.255$), frutos por infrutescencia ($F=1.13$, $gl=37$, $p=0.781$) (Fig. 3) o la proporción de frutos/flores producidos por individuo ($F=2.92$, $gl=37$, $p=0.0955$), según el morfotipo floral, aunque si se observa una clara tendencia hacia una mayor producción de frutos por parte de las plantas de morfotipo floral “pin” (Fig. 4).

También se reportan como visitantes, y potenciales polinizadores, las abejas de la especie *Trigona fulviventris*, así como mariposas del género *Heliconius* (*i.e.* *H. clysonimus montanus* y *H. charitonius*). Esto con base en observaciones realizadas en campo durante el estudio.

Discusión

La distribución espacial agrupada responde al patrón más común observado en la naturaleza (Krebs 1999) sin embargo la proporción de los morfotipos florales observada es producto de un sistema de apareamiento preferencial donde, debido a sistemas de incompatibilidad (tanto autoincompatibilidad como de incompatibilidad intramórfica) y las diferencias morfológicas, *i.e.* estilo corto con anteras encima vs estilo largo con anteras abajo, solamente son posibles los cruces entre plantas de diferentes morfotipos florales. De esta manera se espera que estas poblaciones alcancen una proporción 1:1 y un máximo de heterocigosis (0.5) en tan solo dos generaciones, luego de este tiempo se establece y mantiene el equilibrio (Falconer y Mackay 1996, Hedrick 2005, Workman 1964).

Con respecto a las variables de éxito reproductivo a pesar de no ser estadísticamente significativas, si se observó una tendencia hacia una producción mayor de frutos por parte de las plantas tipo “pin”, esto concuerda con la hipótesis planteada e implicaría un comportamiento por parte de las plantas tipo “pin” similar al de plantas hembra en sistemas dioicos y podría considerarse como evidencia para sustentar la idea que la distilia sea un paso intermedio hacia el dioicismo. Una posible explicación a este fenómeno, y consecuente con las observaciones realizadas en campo, viene de los polinizadores que visitan esta planta. Ya que el cambio de distilia a dioicismo probablemente está asociado a un cambio en el sistema de polinización, específicamente

un cambio de polinización por insectos con piezas bucales relativamente largas en las cuales transportan el polen mientras forrajea (e.g. *H. clysonimus montanus* o *H. charitonius*) a una polinización por vectores que tengan piezas bucales relativamente cortas y tengan que utilizar su cuerpo para transportar el polen mientras forrajea (e.g. *Trigona fulviventris*). En esencia la polinización por este tipo de vectores, de piezas bucales cortas, rompen la reciprocidad del transporte de polen dispuesto por la morfología de las flores distilicas y conllevan a un transporte direccional del polen de flores “thrum” a flores “pin” (Bawa 1980). Este puede ser el caso para esta población de *P. solitudinum*, ya que *T. fulviventris* fue el visitador más comúnmente observado (datos no se muestran) al igual que otros himenópteros no identificados (abejas y avispas).

De este modo se concluye que el paso de distilia a dioicismo es plausible y el caso de *P. solitudinum* puede ser evidencia de ello, ya que si dicha población se sometiera a un cambio en la estructura de sus polinizadores, de manera que solamente fuera visitada por polinizadores de piezas cortas por un lapso de tiempo prolongado, sería posible una completa disociación de los géneros y las separación en dos morfotipos florales claros: macho y hembra. Este evento no es poco común y ya ha sido reportado para varios géneros tanto dentro de la familia Rubiaceae como en otras familias (Bawa 1980, Lloyd 1978).

Agradecimientos

Un agradecimiento especial para Dennis Jiménez por toda su colaboración en el trabajo de campo y toma de datos; y al M.Sc. Federico Bolaños por la organización del curso. Asimismo el autor agradece al Dr. Jorge Lobo, Dr. Eric Fuchs, Dr. Alfredo Cascante, M.Sc. Eduardo Chacón, Fernando Villanea y Virginia Aguilar por sus recomendaciones y comentarios al manuscrito.

Bibliografía

- Anderson, W.R. 1973. A morphological hypothesis for the origin of heterostyly in the Rubiaceae. *Taxon* 22(5/6): 537-542.
- Barret, S.C. 2002. The Evolution of Plant Sexual Diversity. *Nature Reviews* Vol. 3: 274-284.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* II: 15-39
- Charlesworth, D. 2006. Evolution of Plant Breeding Systems. *Current Biology* 16: 726-735.
- Faivre, A.E. y L.A. McDade. 2001. Population level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: Does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? *American Journal of Botany* 88(5): 841-853.
- Falconer, D.S. y T.F.C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4ª Ed. Longman. Inglaterra, Essex. 464pp.
- Ganders, F. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* 17: 607-635.
- Hedrick, P.W. 2005. *Genetics of Population*. 3 Ed. Jones and Bartlett. EE.UU, Massachusetts. 737pp.
- Kohn, J.R. y S.C.H. Barrett. 1992. Experimental studies on the functional significance of heterostyly. *Evolution* 46(1): 43-55.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological methodology*. 2 Ed. Addison-Welsey Educational Publishers. EE.UU, California. 620pp.

- Lloyd, D.G. 1978. Evolution towards dioecy in heterostylous populations. *Plant Systematic and Evolution* 131(1-2): 71-80.
- Lloyd, D.G. y C.J. Webb. 1992. The evolution of heterostyly. *In*: S.C.H. (ed) *Evolution and function of heterostyly*. Springer-Verlag. EE.UU., Nueva York. 151-178.
- Lobo, J. y F. Bolaños. 2005. *Historia Natural de Golfito – Costa Rica*. 1 ed. InBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 264 pp.
- Ornduff, R. 1966. The Origin of Dioecism from Heterostyly in *Nymphoides* (Menyanthaceae). *Evolution* 20(3): 309-314.
- Workman, P.L. 1964. The maintenance of heterozygosity by negative assortative mating. *Genetics* 50: 1369-1382.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4 Ed. Prentice-Hall. EE.UU., Nueva Jersey. 663pp.



Fig. 1: a) *Psychotria solitudinum*, b) Morfotipo floral “pin” con estilo largo y estigma por encima de la anteras y c) Morfotipo floral “thrum” con estilo corto y anteras por encima del estigma.

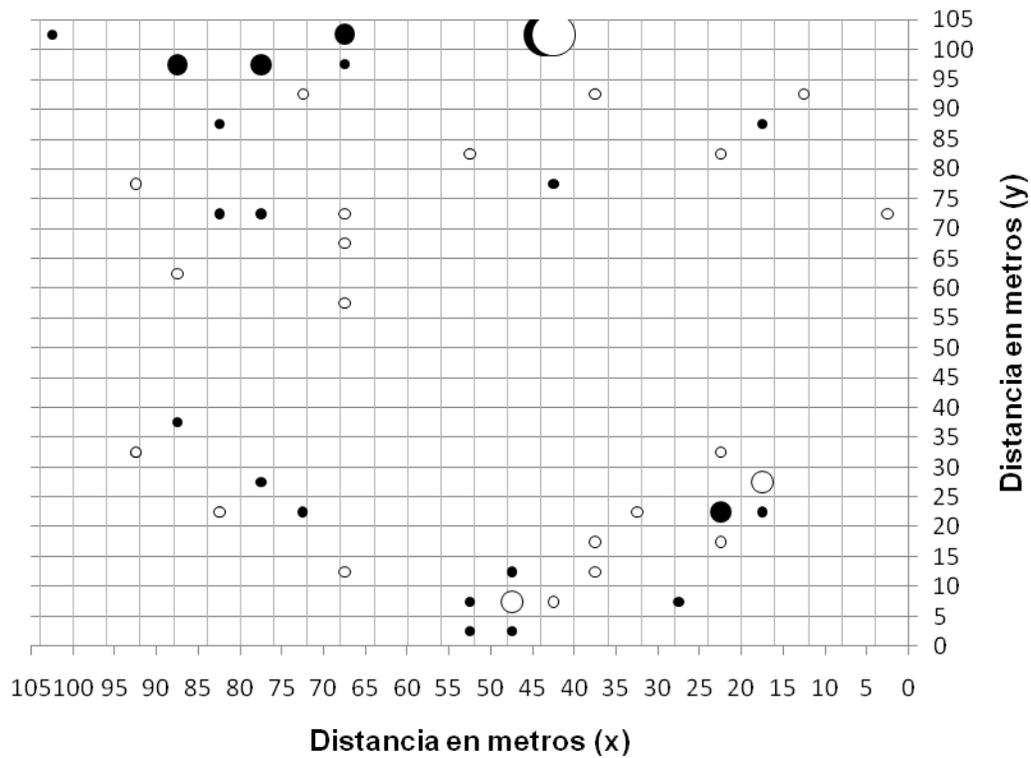


Fig. 2: Distribución espacial de morfo tipos pin (negro) y thrum (blanco) para una población de *P. solitudinum* estudiada en la fila Gamba.

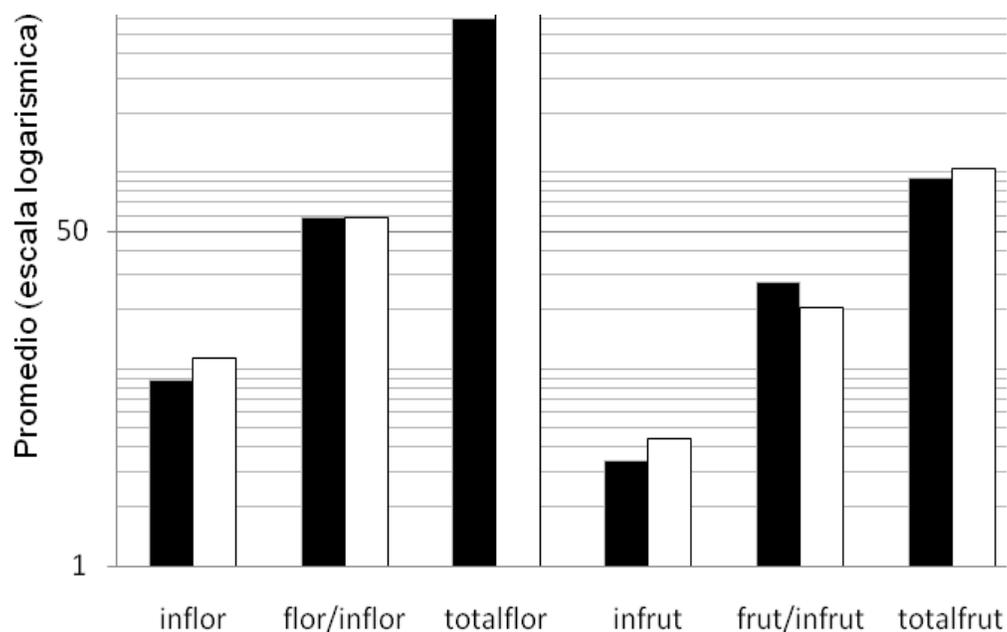


Fig. 3: Número promedio de inflorescencias (inflor), flores por inflorescencia (flor/inflor), total de flores producidas (total flor), infrutescencias (infrut), frutos por infrutescencia (frut/infrut) y total de frutos producidos (totalfrut) por los morfo tipos pin (negro) y thrum (blanco) para una población de *P. solitudinum* estudiada en la fila Gamba. El eje y se encuentra en escala logarítmica.

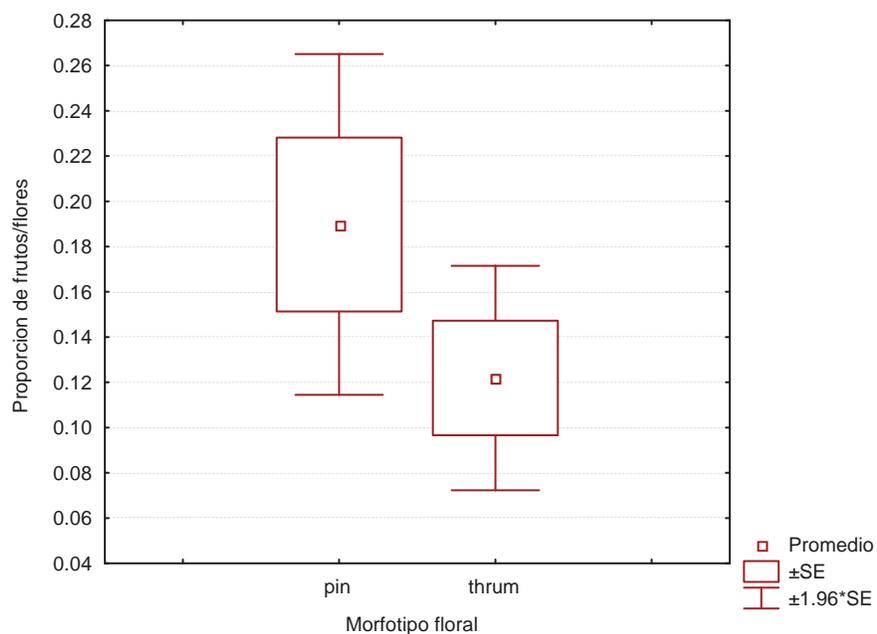


Fig. 4: Proporción de frutos/flores según el morfo tipo floral.

Influencia del relleno de la nueva marina de Golfito en la comunidad bentónica de poliquetos (Polychaeta, Annelida) del manglar de Llano Bonito

Wendy Solís-Hernández

La costa Pacífica de Costa Rica, con 1164 km de longitud, presenta una gran diversidad de hábitats costeros. Entre estos, destacan playas rocosas, arenosas y lodosas, acantilados, manglares, fondos blandos, estuarios, un fiordo tropical, islas, golfos y bahías. El Pacífico sur del país, en particular, presenta una gran diversidad biológica y relativo bajo desarrollo costero (Cortés y Jiménez 2003). Sin embargo, ante la creciente necesidad de mejorar la situación, en los últimos tiempos se ha dado un crecimiento gradual, tanto en el desarrollo costero como en la demanda sobre los recursos marinos. Esto es, provocado principalmente por la expansión agrícola del banano, palma africana y arroz, además del crecimiento de la industria turística como por ejemplo labores portuarias (Obando y García 2000, Quesada-Alpizar *et al* 2006).

El Golfo Dulce es un sitio con poca capacidad de amortiguamiento de impactos ambientales. Además tiene un 5% de los manglares del litoral Pacífico de Costa Rica (Dean 1996). Este bosque es un ecosistema costero exclusivo, conformado por una poca variedad de familias de árboles que poseen adaptaciones para soportar las fluctuaciones de suelos y aguas salinas. También son excelentes lugares de nidificación, alimentación (base de la cadena alimentaria) y refugio para larvas y juveniles de numerosas especies de peces, invertebrados y hábitat para aves tanto migratorias como locales (Silva 2005).

Estas zonas no sólo influyen directa e indirectamente en las cadenas tróficas marinas. Asimismo, presentan una interfase entre el ambiente terrestre y marino (Levington 2001). Al ser el bentos y los organismos que los componen muy frágiles y vulnerables a la contaminación y otros disturbios, presentan un gran valor como potenciales bioindicadores de algún tipo de contaminación o cierta inestabilidad del bentos (Quesada-Alpizar y Cortés 2006).

Los poliquetos presentan aproximadamente un 50 % de las especies en las comunidades bentónicas marinas y son considerados fuente de alimento para muchos organismos. A menudo, presentan momentos de rápida generación y de alta capacidad de reproducción para responder muy rápidamente a los cambios en su entorno. Esto da como resultado la utilización de poliquetos en monitoreos de disturbios ecológicos como la contaminación (Dean 2004).

Al presentar el Golfo Dulce una alta diversidad en la fauna de los poliquetos, quizá el más diverso en la costa pacífica con 32 familias y 101 especies (Dean 1996), son un buen indicador para monitorear los disturbios ecológicos que ocurren. Es por esto, que los poliquetos serán la base de este estudio que pretende determinar la influencia del sedimento de la nueva marina en la composición faunística del lugar aledaño.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en el manglar de Llano Bonito en Golfito, Puntarenas entre los meses de enero y febrero. La recolección de las muestras se realizó los días 25 y 26 de enero durante la marea baja, para evitar efectos provocados por las fluctuaciones de marea. El lugar se caracteriza por presentar una precipitación anual entre 3000 mm y 5000 mm, con una temperatura promedio alta 27°C (Jiménez y Soto 1985).

Se establecieron 8 sitios separados por aproximadamente 100 m cada uno, siendo M0 el que se encontraba en la marina y M700 el más lejano (Fig. 1). En cada sitio se

tomaron 3 muestras de sedimento de 10 cm de profundidad con un barreno cilíndrico de PVC de 6 cm de diámetro, el cual fue tapado con un corcho de vino para hacer vacío y succionar la muestra. Cada muestra se depositó en una bolsa plástica con cierre abre fácil y se preservó con formalina (5%) y fue teñida con rojo de bengala, para detectar y luego identificar los organismos que se encontraban en esta.

Durante separar los organismos del barro, cada muestra se lavo con agua en el laboratorio. El procedimiento se realizó pasando cada una de las muestras por un tamiz con un poro de 500 μm , luego se pasaron a bandejas de fondo blanco y con un estereoscopio (500x) se separaron, identificaron y cuantificaron los organismos presentes en el bentos. La identificación de los poliquetos se hizo hasta el nivel de familia y los individuos que no eran poliquetos se clasificaron por taxa (Salazar-Vallejo *et al.* 1988).

Se realizó un análisis de agua de cada sitio muestreado, para eso se tomaron muestras de agua en marea alta. A cada muestra se midió la turbidez, para esto se empleo un espectrofotómetro de UV-1700 (Pharma spec) con una celda de 1 cm, calibrado a 450 nm de absorbancia y se utilizaron los datos para calcular la tramitancia (Owen 1979). En cada sitio se tomó una muestra adicional de sedimento, con el mismo barreno, para hacer un análisis granulométrico. Este análisis se hizo en el laboratorio de sedimentación de la Escuela de Geología de la Universidad de Costa Rica.

Para construir un relleno se necesitan aproximadamente unas 40.000 vagonetas que verterán sedimentos de piedra, agregados arcillosos de toda índole y arena en el mar. Por esta razón es importante considerar esta variable ya que podría modificar otras variables como lo es la pendiente, la forma y el tamaño de la playa, la velocidad y la dirección de las corrientes y la energía de las olas que alcanzan sus bordes (SETENA 1999). Por lo que, para comparar con la línea de costa antes de la construcción se realizó un trazo de la línea de costa en el área donde se encuentra el relleno, marcando puntos con GPS y para un posterior análisis de comparación con mapas e imágenes viejas en la Escuela de Geografía de la UCR. Además, se le realizaron las correcciones de errores de precisión del GPS y ajustada con su proyección respectiva

Se calcularon índices de diversidad de Shannon (\log_2) para cada sitio. Estos se compararon con una ANDEVA calculada con pseudovalores de Jackknife. Para determinar si hay diferencias entre los sitios con respecto al número de familias y con respecto al número de individuos, se realizó una prueba de ANDEVA. Para conocer entre cuales sitios se presentan las diferencias se realizó la prueba a posteriori de Tukey.

Igualmente se le calculó el índice de Morisita para determinar la similitud entre los 8 sitios. Además, se realizó un análisis de Cluster de unión simple utilizando una matriz de índices de Morisita, con el fin de determinar cómo se agrupan los 8 sitios muestreados estudiados. Además, se determinó la influencia de la Turbidez en las muestras por medio de un análisis de varianza.

Resultados

En total se identificaron y cuantificaron 638 individuos distribuidos en 25 familias, de las cuales 17 son de Poliquetos. Las familias que presentaron la mayor abundancia son Capitellidae con 226 individuos y Cirratulidae con 184 individuos, las cuales estuvieron presentes en todos los sitios estudiados. Otras familias muy abundantes pero que no estuvieron presentes en todos los sitios son Spionidae (N=48) y Nereididae (N=36), entre otras (Cuadro 1).

Se pudo observar que el sitio más diverso es el sitio M700 presentando un total de 13 familias y 100 individuos ($H= 29.78$). Por el contrario, el sitio menos diverso es el sitio M500 con 7 familias diferentes y un total de 69 individuos ($H= 0.56$, Cuadro 2).

Se hallaron diferencias significativas en la cantidad de taxa entre los 8 sitios muestreados ($F=3.76$, $gl=7,16$, $p=0.013$, Fig.2), el sitio M700, presentó la mayor cantidad de taxa con 13 respectivamente, y el sitio M500 fue el que presentó menor cantidad (Tukey= 0.014). Además se observaron diferencias en el número de individuos entre los 8 sitios ($F=4.36$, $gl=7,16$, $p=0.007$, Fig. 3), en M400 se encuentra la mayor cantidad de individuos con 145, por el contrario en el sitio M600 se hallaron 31 individuos siendo esta la menor cantidad (Tukey= 0.004).

Se encontraron similitudes entre los 8 sitios, agrupándose en 3 grandes grupos, M500 con M600, M300 con M400 y todos los demás sitios (Fig 4). Los sitios M100 y M700 (Morisita= 0.935), M200 y M0 (Morisita= 0.872) y M200 y M700 (Morisita= 0.862), presentaron las mayores similitudes en la diversidad de abundancia de especies. Por el contrario la mayor diferencia se encontró en el sitio M500 y M400 (Morisita= 0.26).

Se observó que la turbidez se comporta de manera similar a lo largo de todos los sitios (Fig 5). Al realizar una correlación tanto para el número de taxa como para número de individuos se determina que la Turbidez no presentó ningún efecto para ninguna de los dos variables comparadas, Número de Taxa (S) ($F=0.281$, $gl=1,15$, $p=0.604$, Fig 6) y Número de Individuos (N) ($F=1.028$, $gl=1,15$, $p=0.327$, Fig 7). Pero se puede observar que al combinar ambas variables hay cierta diferenciación entre las variables tendiendo a presentar en estas una mayor significancia ($F_N=4.344$, $gl=7,15$, $p=0.008$ y $F_s=3.633$, $gl=7,15$, $p=0.017$).

Se puede observar claramente que la línea de costa sufrió una modificación creciendo hacia el golfo en aproximadamente 50 metros hacia dentro en la hoja Cartográfica oficial (Fig 1). Al examinar el tipo de sedimentos a lo largo de todos los sitios estudiados se obtuvo que la mayoría de los sitios presentan un alto porcentaje de grano tipo grava oscilando entre 13.8% y 42.3% (+/- 5%). A excepción de los sitios M300 y M600 donde el tipo de grano que presenta mayor porcentaje es Finos con 53.5% y 49.97% (+/- 5%) respectivamente (Cuadro 3).

Discusión

El hecho de encontrar un alto número de individuos de las familias Capitellidae, Cirratulidae, Spionidae y Nereididae concuerda con la literatura ya que son las familias con mayor número de especies reportadas para Costa Rica. Estas 4 familias usualmente están bien representadas en los bentos con características de arena fangosa intermareal, generalmente con una alta abundancia de especies por sus características alimenticias sedimentívoras concordando con lo observado y planteado en este estudio (Dean 2004).

El sitio M700 fue el más diverso, con una alta cantidad de individuos de las familias Capitellidae, Cirratulidae, Nereididae, Spionidae, Paronidae, Owenidae, Maldanidae, Lumbrineridae, Orbinnidae, las cuales se ubican generalmente en un lugar submareal fangoso (Dean 2004). Esta alta densidad quizá se deba a la alta oxigenación de este lugar ya que coincide con la desembocadura de un riachuelo. El hecho de que el sitio M200 sea el que presenta la menor diversidad y abundancia, coincide con las cantidades reportadas para la zona en Costa Rica y con lo reportado en las zonas tropicales a nivel mundial, ya que esta fauna está asociada a las altas temperaturas, poco oxígeno en el sedimento y cambios en la salinidad (Alongi 1990, Dean 1996, Sibaja 2003).

La similitud de los sitios estudiados se debe principalmente a la cantidad de poliquetos sedimentívoros (Capitellidae y Cirratulidae) que se ha asociado con la cantidad de bacterias y detritus del manglar que tienden a permanecer en el sedimento fino (Dean 1996). Por otro lado, las altas diferencias en la diversidad y abundancia de especies entre los 8 sitios estudiados contradicen la literatura reportada en los últimos años (Alongi 1990, Dean 1996) debido a que la gran abundancia determinada en este trabajo para los gusanos poliquetos (580 individuos) es poco peculiar para la zona, ya que en trabajos previos como el de Sibaja (2003) en toda la investigación se encontraron solamente 70 gusanos poliquetos, cabe destacar que se tuvo el mismo esfuerzo.

Es interesante señalar que aunque la familia Pisionidae presenta tan sólo 12 individuos contradice la literatura reportada (Córdoba y Vargas 1996 y Quesada et al 2006). Ya que esta familia ecológicamente, presenta asociaciones y relaciones inter e intraespecíficas que tienen lugar en fondos con moderado hidrodinamismo, en sedimentos constituidos por arenas gruesas, lo cual es totalmente contrario a la descripción para este sitio, ya que este es un lugar de sedimento estable y arenas finas (Martínez y Adarraga, 2001).

Diferentes autores (Nichols-Driscoll 1976, Dean 1996) coinciden en señalar que las pocas especies informadas se encuentran en muestras de sedimento tomadas a menos de 100 m de profundidad, lo cual refleja los bajos niveles de oxígeno disuelto en las aguas profundas de Golfo Dulce. Sin embargo, encontrar un porcentaje más alto de lo esperado para un ambiente anóxico, podría deberse según, diferentes estudios, a las fluctuaciones ambientales como temperatura y oxígeno disuelto, asociadas a el fenómeno “El Niño” que implique un movimiento fuerte de sedimento costero, pero lamentablemente en este periodo no hay presencia de este fenómeno (Quesada et al 2006).

Al no hallar ninguna diferencia significativa en la turbidez de todos los sitios quizá se debe a que en el Golfo Dulce la capa compuesta por poco aguas profundas son físicamente homogéneas con poca estratificación (Córdoba y Vargas 1996). Al parecer, la mezcla y circulación de las aguas se ve influenciada por las fuerzas de marea, el viento, el ingreso de agua al sistema, el afloramiento de agua subsuperficial y la topografía de la cuenca, las cuales son relativamente constantes cerca de la costa (Córdoba y Vargas 1996, Quesada et al 2006).

Al descubrir que la línea costera sufrió una modificación de 50 metros tiende a pensar que esto se deba a problemas geológicos ya que la zona sur de Costa Rica tiene gran actividad tectónica debido a que a unos pocos kilómetros al suroeste de la costa se hunde la Cordillera Asísmica de Cocos debajo de la Microplaca de Panamá, produciendo un levantamiento de hasta 6.5 mm/año. Sin embargo, este levantamiento es relativamente pequeño para la modificación sufrida, por lo que se tiende a pensar, que esta alteración se deba propiamente al sedimento traído a este lugar para hacer el relleno del atracadero (Fischer 1980, Gardner et al. 1992, Denyer et al. 2003, Sak et al. 2004)

El encontrar que la mayoría de los sitios son muy parecidos entre sí con respecto a su composición granulométrica, se le adjudica al hecho de que la distribución y el tamaño del grano están ampliamente influenciados por la acción de las olas y la velocidad de las corrientes (Gray 1981). Sin embargo, las corrientes marinas son más débiles a medida que se adentran en el Golfo, de tal manera que la capacidad de arrastre de materiales es cada vez menor, justificando el hecho de encontrar material fino, ya que la zona se caracteriza por turbiditas, grano fino y limoso (Hebbeln et al. 1996). Pero a la vez, lo anterior se opone al hecho de encontrar gran cantidad de grava en los sitios estudiados, indicando así, que es probable que exista un ente que este alterando la composición del sedimento de la zona.

Al observarse algunos cambios en la composición faunística y en la sedimentación de la zona de Golfito, muestra con respecto a lo investigado en estudios previos una contradicción, como por ejemplo: 1. Mucha diversidad y abundancia de gusanos poliquetos. 2. Presencia de la familia Pisionidae. 3. Fluctuaciones o alteraciones ambientales que no sean provocadas por el fenómeno del niño. 4. Alteración en la línea de costa mayor a 6.5 mm por año. 5. Cambios en la composición granulométrica por presencia de gravas donde generalmente hay sedimentos finos. Las características anteriores tienden a indicar que hay algo reciente, de gran magnitud que esta alterando ambientalmente el lugar. Probablemente estos cambios se deban principalmente a la construcción de un relleno marítimo de una altura mayor a 1.20 m sobre el espejo del agua con material limo arcilloso mezclado con fragmentos de rocas con cantos filosos (SETENA 1999), fundamentándose en el hecho de que todo cambio implica un impacto ambiental. Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que exista algún otro agente que este afectando la zona, donde para descartar ambas posibilidades se necesitan un monitoreo o una vigilancia sistemática de la zona que detecte cualquier cambio y sus implicaciones ambientales.

Agradecimientos

Federico Bolaños, Eduardo Chacón, Gisella Fernández, Diana Leiva, Jeffrey Sibaja & Eddy Gómez, Carmen González & Director de Geografía, Gerardo Umaña, Pablo Gutiérrez, Rolando Mora Chinchilla & Luis Meneses (Geología)

Bibliografía

- Alongi, D. 1990. The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 28: 496p.
- Córdoba, R. y J. Vargas. 1996. Temperature, salinity, oxygen and nutrient profiles at a 200 m station in Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica. *Revista Biología Tropical.* 44: 233-236.
- Cortés, J y C. Jiménez. 2003. Past, present and future of the coral reefs of the caribbean of Costa Rica. *Latin American Coral Reefs.* Elsevier Science B.V. Amsterdam. 361-385p.
- Dean, H. 1996. Polychaete worms (Annelida) collected Golfo Dulce, during the victor Hensen Costa Rica in Expedition (1993/1994). *Revista Biología Tropical.* 44: 81-86.
- Dean, H. 2004. Marine biodiversity of Costa Rica: Class Polychaeta (Annelida). *Revista Biología Tropical* 52:131-181.
- SETENA. 1999. Expediente 483-99. Proyecto Marina Golfito Turístico tropical S.A pag 12
- Gray, J.S. 1981. The ecology of marine sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities. *Inst. Mar. Biol. And Limnol. University of Oslo, Norway.* 179 p.
- Hebbeln, D; Beese, D; Cortés-Núñez, J. 1996 Morfología y estructuras de sedimentos en el Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista Biología Tropical.* V. 44: 1-10.
- Jiménez, J. y R. Soto. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 33::25-37
- Levington, J. 2001. *Marine Biology: Function, Biodiversity, Ecology.* Oxford, Inglaterra. 420 p.

- Martínez, J. & I. Adarraga. 2001. Distribución batimétrica de comunidades marobentónicas de sustrato blando en la plataforma continental de Guipúzcoa (golo de Vizcaya). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*. 17: 33-48.
- Nicholds-Driscoll, J. 1976. Benthic invertebrates communities in Golfo Dulce, Costa Rica, an anoxic basin. *Revista Biología Tropical* 24: 281-297.
- Owen, T. 1979. *Handbook of common methods in limnology*. 2ªEd. The C.V Mosby Company. St Louis. Toronto. London. 199 p.
- Obando, V. y J. García. 2000. Estrategia de conservación y uso sostenible de la biodiversidad: Área de Conservación Osa (ACOSA). MINAE, San José, Costa Rica. 43 p.
- Quesada-Alpízar, M y J. Cortés. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado del conocimiento y perspectivas de manejo. *Revista Biología Tropical*. Vol. 54 (Suppl. 1): 101-145
- Salazar-Vallejo, S. J. de León-González y H. Salaices-Polanco. 1988. Poliquetos (Annelida: Polichaeta) de México. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 127p
- Sibaja, J 2003. Gusanos poliquetos (Annelida) en el sedimento marino de un playón en Golfito, Golfo Dulce, Costa Rica. En *Biología de Campo Universidad de Costa Rica*. Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. 203-213 pp
- Silva, M. 2005. Manglares. En *Historia Natural de Golfito*. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 55- 65p.

Cuadro 1. Número total de individuos distribuidos en las diferentes taxón encontradas en los 8 sitios estudiados entre el Manglar de Llano Bonito y el Nuevo Relleno de la Marina, Golfito, Puntarenas, 2008.

Taxón	M0	M100	M200	M300	M400	M500	M600	M700	Total
Amphinomidae	0	0	0	2	1	0	0	0	3
Capitellidae	23	10	24	23	28	89	6	23	226
Cirratulidae	7	12	12	30	101	0	6	16	184
Glyceridae	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Nereididae	1	4	8	0	2	1	9	11	36
Spionidae	1	15	6	1	2	0	2	21	48
Paraonidae	2	4	2	0	0	0	3	12	23
Syllidae	6	3	0	0	2	0	1	2	14
Oweniidae	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pisionidae	0	0	12	0	0	0	0	0	12
Maldanidae	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Lumbrineridae	0	6	6	0	0	0	0	5	17
Pectinariidae	0	1	0	0	0	1	0	0	2
Orbinnidae	0	1	0	0	0	0	0	5	6
Hesionidae	0	0	3	0	0	0	1	0	4
Arabelidae		2	0	0	0	0	0	0	2
Nemertea	7	0	4	0	7	1	2	1	22
Amphipoda	1	0	2	3	0	0	0	0	6
Cumacea	0	0	1	0	0	1	0	0	2
Bivalvia	0	0	0	3	2	2	0	0	7
Gastropoda	1	1	0	11	0	0	1	0	14
Ophiuroidea	0	3	0	0	0	0	0	0	3
Collembola	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Ostracoda	0	0	1	0	0	0	0	1	2
Equinodea	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Total	52	60	69	85	145	96	31	100	638

Cuadro 2. Índices de Shannon \log_2 (H) con pseudovalores de Jackknife (J) para los 8 sitios estudiados entre el Manglar de Llano Bonito y el nuevo relleno de la Marina, Golfito, Puntarenas, 2008.

Sitio	S	N	H	Hmax	J	Var(H)
M0	11	52	25.686	34.594	0.7425	0.003211
M100	11	60	29.759	34.594	0.8602	0.002721
M200	11	69	28.501	34.594	0.8239	0.002004
M300	8	85	23.643	30.000	0.7881	0.000936
M400	8	145	14.231	30.000	0.4744	0.000221
M500	7	96	0.5606	28.074	0.1997	0.000316
M600	9	31	27.508	31.699	0.8678	0.008683
M700	13	100	29.781	37.004	0.8048	0.001008

Cuadro 3. Promedio \pm 5% error para las variables del sedimento de los 8 sitios estudiados. Golfito, Costa Rica. Enero 2008.

	M0	M100	M200	M300	M400	M500	M600	M700
Grava	33	40.5	13.8	0.0	36.7	28.3	9.7	42.3
Arena Gruesa	19.4	20.0	36.2	0.9	24.4	27.0	14.2	21.9
Arena Media	18.1	13.9	19.8	6.0	13.4	19.9	12.4	20.7
Arena Fina	15.3	6.3	14.8	39.7	6.9	10.1	13.9	3.3
Finos	15.2	19.3	15.4	53.5	18.6	14.8	49.9	11.9

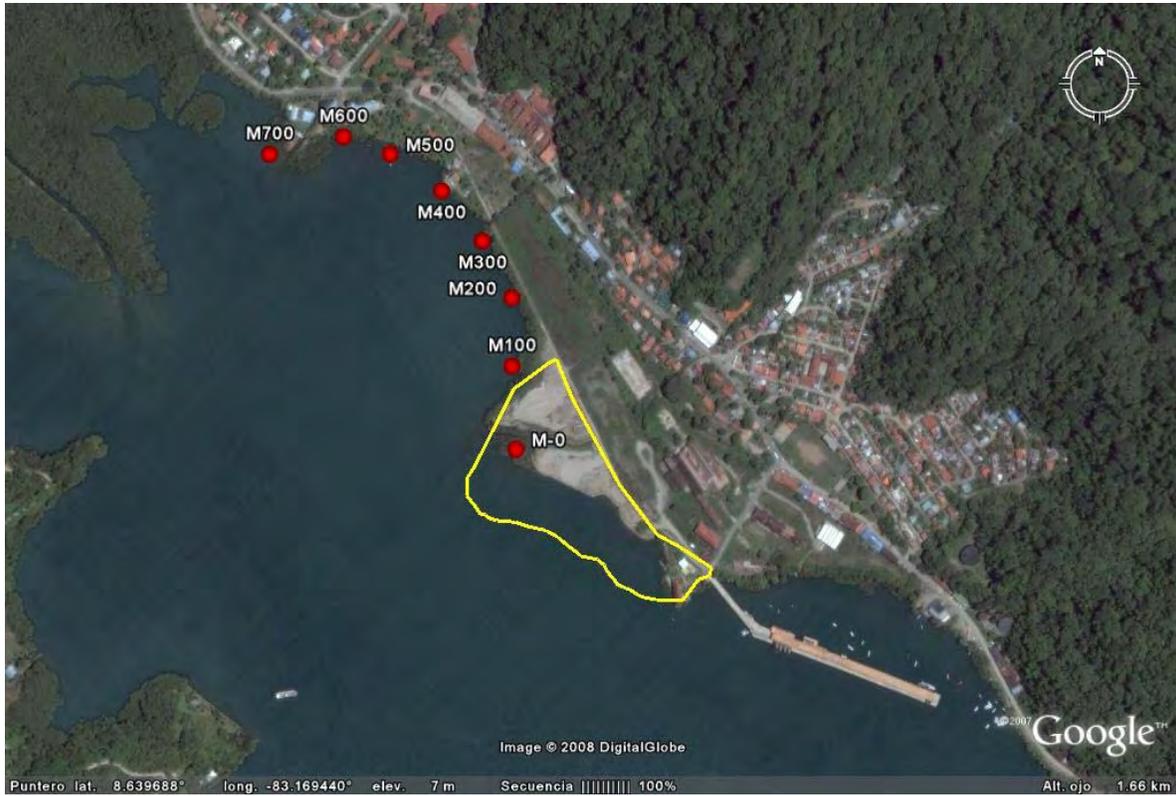


Fig. 1: Distribución de los 8 sitios estudiados a lo largo del manglar de Golfito, Puntarenas. Imagen tomado de Google Earth 2008.

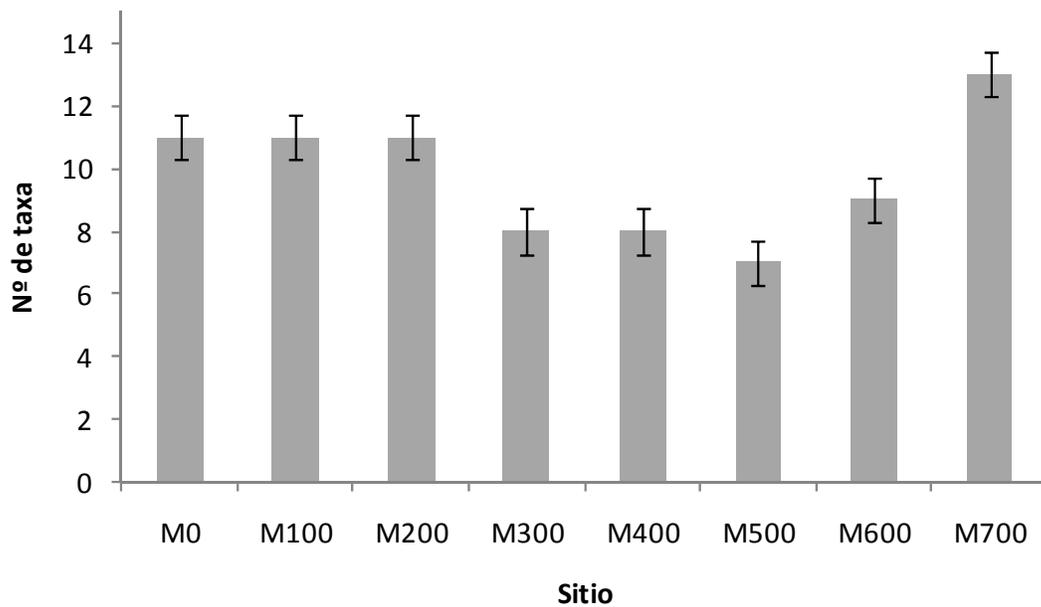


Fig.2: Número de Taxa \pm error estándar encontradas para cada sitio, Manglar de Llano de Bonito y nuevo relleno de la marina, Golfito Puntarenas, 2008

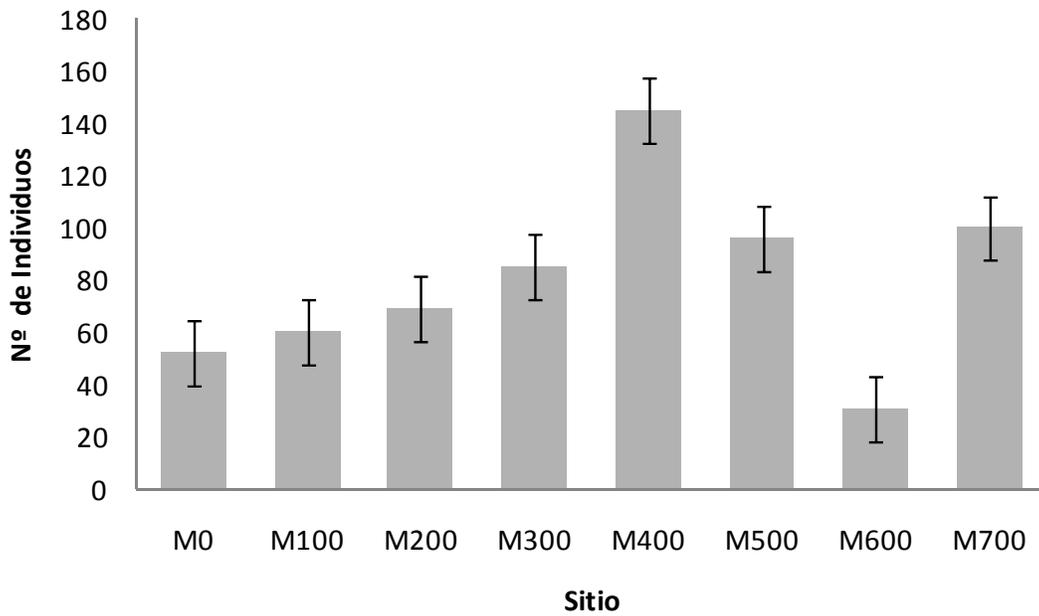


Fig. 3: Número de Individuos \pm error estándar encontradas para cada sitio, Manglar de Llano de Bonito y nuevo relleno de la marina, Golfito Puntarenas, 2008

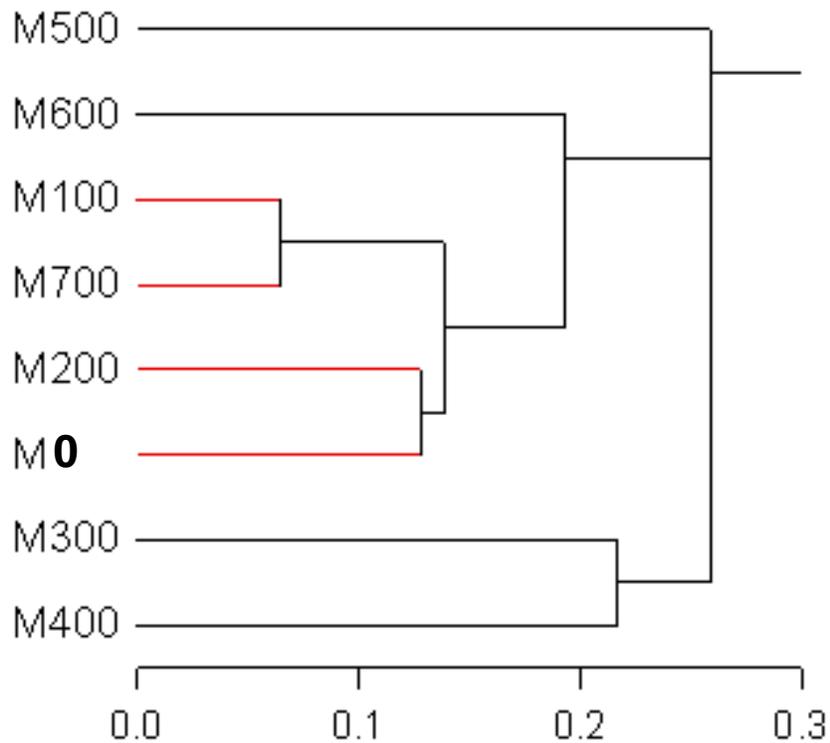


Fig.4: Análisis de grupos basado en el índice de similitud de Morisita para los 8 sitios estudiados, Manglar de Llano de Bonito y nuevo relleno de la marina, Golfito Puntarenas, 2008

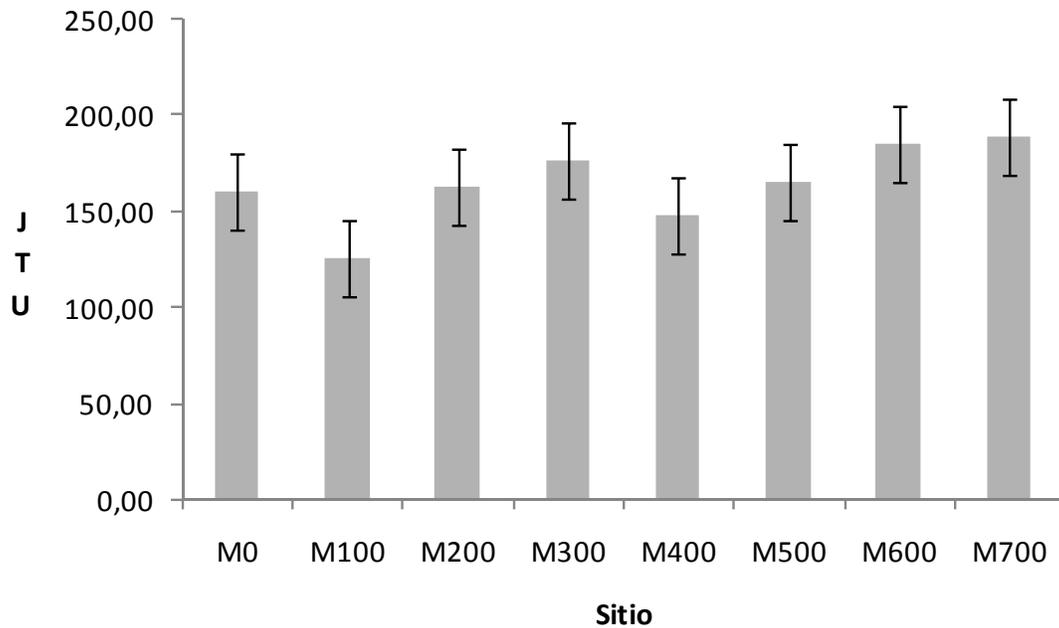


Fig.5: Índice de Turbidez (JTU) ± error estándar encontradas para cada sitio, Manglar de Llano de Bonito y nuevo relleno de la marina, Golfito Puntarenas, 2008

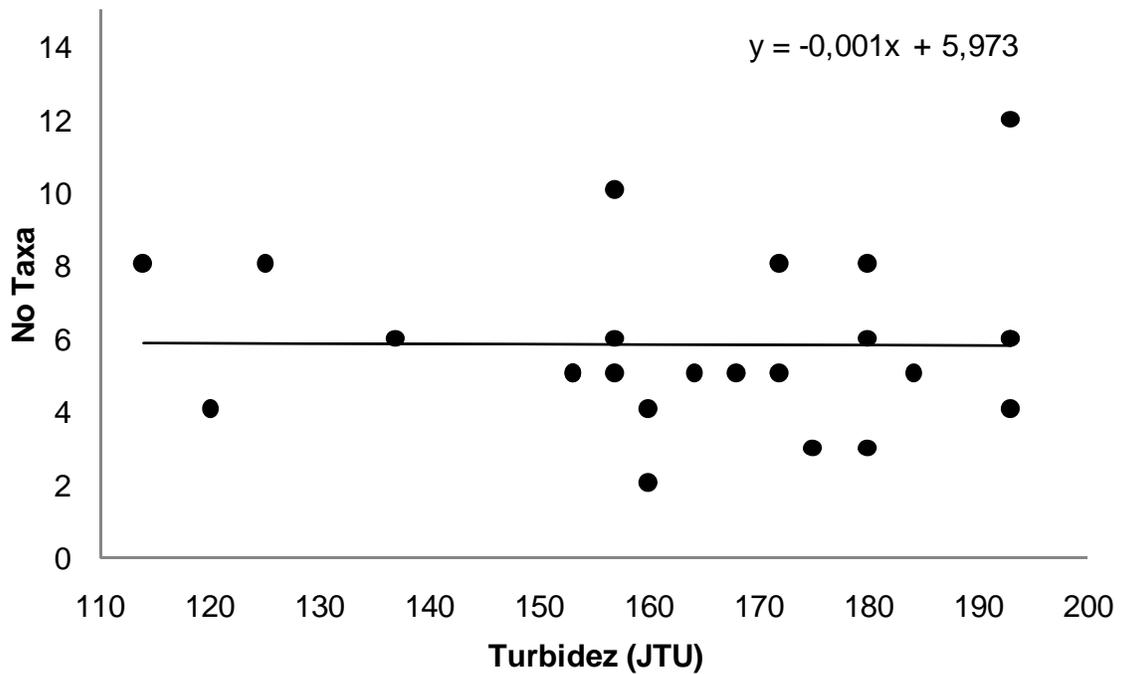


Fig 6: Influencia de la Turbidez en el número de taxa ($F=1.028$, $gl=1/15$, $p=0.33$) para los 8 sitios estudiados, Manglar de Llano de Bonito y nuevo relleno de la marina, Golfito Puntarenas, 2008

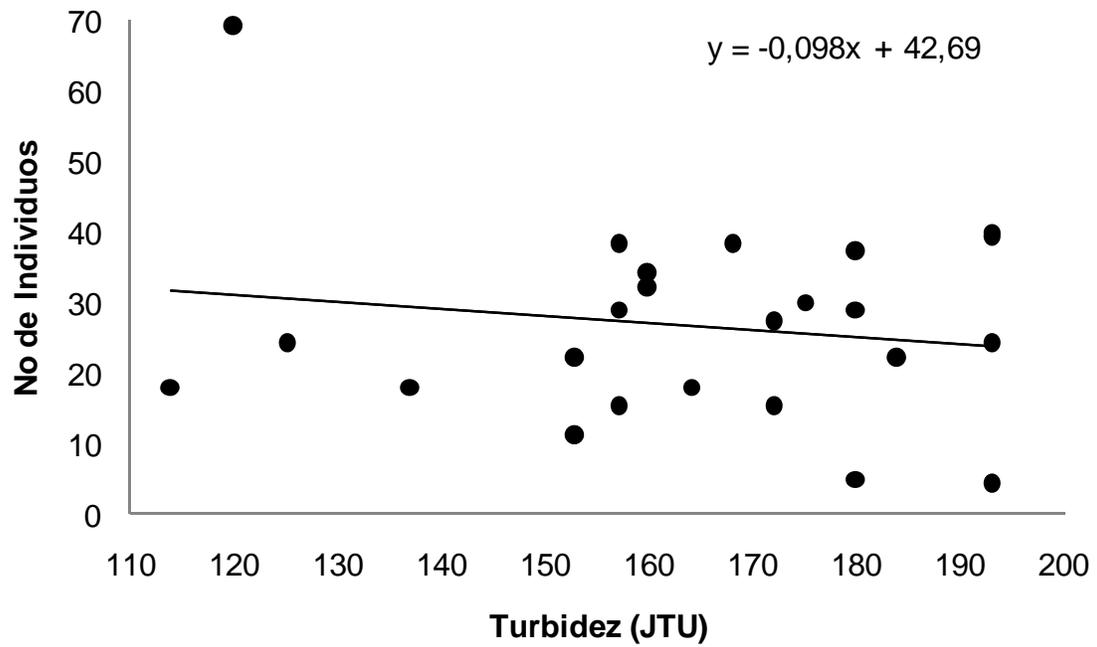


Fig 7: Influencia de la Turbidez en el número de individuos ($F=1.028$, $gl=1/15$, $p=0.33$) para los 8 sitios estudiados, Manglar de Llano de Bonito y nuevo relleno de la marina, Golfito Puntarenas, 2008

Estructura y complejidad de telas de adultos y juveniles de *Wendilgarda* sp (Araneae: Theridiosomatidae)

Priscilla Palavicini

Las arañas de *Wendilgarda* son una excepción dentro de la familia Theridiosomatidae, la cual en su mayoría cuenta con géneros que sólo construyen telas orbiculares, y en la cual el diseño de tela ancestral es también orbicular. Así que es altamente probable que una larga serie de arañas en el linaje de *Wendilgarda* construyeran telas orbiculares. Pero de las seis especies de *Wendilgarda* que se conocen sus telas actualmente, ninguna hace telas orbiculares (Eberhard 2000).

Se cree que es posible que las telas de los juveniles de estas arañas tengan características estructurales similares a las de sus ancestros, debido a la presencia de plesiomorfias en el desarrollo; ya que esto se ha estudiado en otras especies de arañas (W. Eberhard, com. pers.). De ahí la importancia de comparar entre telas de adultos y juveniles.

Las arañas del género *Wendilgarda* se encuentran comúnmente a lo largo de los márgenes de quebradas tropicales con aguas lentas, y en tierras bajas (Coddington 1986). Algunas pueden construir sus telas en tierra, y no cerca del agua como la mayoría, pero presentan estructuras de telas diferentes (Eberhard 1991). Los individuos se mantienen activos a todas horas del día, excepto por un corto tiempo en las tardes durante época seca. La construcción de telas es más frecuente al amanecer y al anochecer, aunque constantemente están reparando sus telas una o dos veces por hora (Coddington 1986).

Una tela de *Wendilgarda* consiste en un número variable de hilos interconectados, más o menos horizontales y no pegajosos. Los hilos horizontales se conectan en un patrón dendrítico. Los extremos de cada hilo horizontal se adhieren directamente a un sustrato, en su mayoría hojas y ramas. En el centro de la tela, o en la intersección de los hilos horizontales, hay un soporte desde la vegetación de arriba formado por varios hilos "patrón". Desde cada hilo horizontal se extienden hacia abajo una serie de hilos verticales pegajosos, que se unen a la superficie del agua por su otro extremo, los cuales están bajo una tensión considerable. Esta estructura está directamente relacionada con su manera de operar (Coddington y Valerio 1980). Estas telas funcionan de dos maneras, atrapando insectos que pasan sobre la superficie del agua y también insectos de vuelo bajo (Coddington 1986).

La construcción de telas de *Wendilgarda* puede tardar en promedio cuatro minutos, y tan rápido como en un minuto pueden hacer los hilos pegajosos, para cualquier hilo horizontal. Este ritmo de reparación de telas es altamente inusual en arañas, pero aparentemente es necesario en un ambiente tan cambiante como en el que viven estas arañas (Coddington y Valerio 1980).

Este trabajo tiene como objetivo comparar la estructura y complejidad entre las telas de adultos y juveniles de arañas del género *Wendilgarda*.

Materiales y Métodos

El muestreo se realizó durante el mes de Enero en la quebrada La Cañaza en Golfito, Costa Rica. Esta quebrada está rodeada de bosque secundario y plantaciones abandonadas de banano; cuenta con muchos troncos caídos y vegetación sobre el agua; además de tener corrientes de baja velocidad y remansos. La misma presenta signos de

contaminación, debido a que recibe agua contaminada por efluentes domésticos (Umaña 2005).

Se hizo una búsqueda aleatoria de arañas del género *Wendilgarda*. Se aplicó maicena a las telas para observarlas mejor. En cada tela se dividieron los hilos en tres categorías: hilos de arriba, hilos horizontales, hilos verticales. Se contaron los hilos dentro de cada categoría y se midió la longitud, en centímetros, de cada uno. Se clasificó la tela de adulto o juvenil dependiendo del tamaño de la araña.

Para comparar estructura y complejidad de telas entre adultos y juveniles se aplicó un Análisis de Variancia Multivariado (Wilks Lambda). Se obtuvieron promedios y desviación estándar, de la cantidad y las longitudes de hilos para cada categoría, tanto en telas de adultos como de juveniles.

Para probar la existencia de relaciones entre las categorías de hilos, tanto con longitudes como cantidades, de todas las telas estudiadas y para cada edad, se calcularon regresiones lineales.

Resultados

En total se estudiaron 47 telas, 30 de adultos y 17 de juveniles. En ninguna tela juvenil se encontraron patrones similares a los de telas ancestrales (orbiculares). En general las telas de adultos y juveniles resultaron diferentes; las de adultos resultaron más grandes y complejas que las telas de juveniles ($F=12.2$; $gl=6/40$; $p<0.01$, Cuadro 1, Cuadro 2). Al hacer esta comparación, la única categoría que no resultó significativamente diferente fue la de longitud de hilos horizontales (cuadro 2).

La relación entre cantidad de hilos verticales y cantidad de hilos horizontales para todas las telas estudiadas si resultó significativa ($R=0.605$; $F=71.4$; $gl=1/45$; $p<0.01$) (fig.1), al igual que para las telas de adultos ($R=0.762$; $F=38.8$; $gl=1/45$; $p<0.01$) (fig. 2) y para telas de juveniles ($R=0.668$; $F=12.1$; $gl=1/45$; $p<0.01$) (fig. 3). De manera contraria, las relaciones entre otras categorías resultaron no significativas: cantidad de hilos horizontales y cantidad de hilos arriba ($R=0.285$; $F=3.9$; $gl=1/45$; $p=0.052$); cantidad de hilos verticales y longitud de hilos horizontales ($R=0.088$; $F=0.4$; $gl=1/45$; $p=0.556$); cantidad hilos arriba y longitud hilos horizontales ($R=0.016$; $F=0.0$; $gl=1/45$; $p=0.915$).

En general, se observaron muchas diferentes formas entre telas de adultos y juveniles; no parece darse una misma forma siempre para cada edad (figs. 4 y 5).

Discusión

Hasta ahora nunca se habían comparado telas entre adultos y juveniles de *Wendilgarda* previo a este estudio. Aunque es muy probable, el hecho que no se encontraran patrones ancestrales, similares a telas orbiculares, en telas de juveniles, no quiere decir que no existan estas características plesiomórficas en la especie. Probablemente se necesite ampliar la muestra para poder llegar a conclusiones sobre ontogenia en *Wendilgarda*.

Los datos encontrados revelan que si hay diferencias entre telas de adultos y juveniles, de las cuales las de adultos resultaron ser más complejas, de acuerdo a la longitud y cantidad de hilos. Las diferencias entre edades han sido explicadas en otras especies de arañas, y se han atribuido al tamaño de los individuos, a la experiencia y posiblemente hasta el desarrollo de sus glándulas para producir seda; lo cual también podría explicar las diferencias en esta especie.

En las telas de *Wendilgarda* hay variaciones sustanciales, entre especies, entre individuos e incluso entre telas de un mismo individuo. La inusual innovación evolutiva

entre especies de *Wendilgarda* está asociada a la inusual variación intraespecífica (Eberhard 2000). Lo anterior concuerda con las telas estudiadas, lo cual es indicador de esa variación intra e interespecífica hacia la cual evolucionó este género.

Lo que se creó que sucedió, según Eberhard (1990), es que arañas ancestrales que construían telas poco variables, ya traían en su sistema nervioso la habilidad para la variabilidad, y en algún momento en el linaje de esta especie, ocurrió una mutación, se expresó esta variabilidad, resultó exitosa, y por lo tanto favorecida por la selección natural.

La simple naturaleza de las telas de *Wendilgarda* puede significar que la variación en diseños de telas no necesariamente resulta en telas cuyos diseños sean inferiores, lo cual se pensaba ocurriría en arañas con estrictos diseños si variaban los mismos. Otra posible explicación es que los diseños varían por estar en un ambiente tan cambiante. Esto resulta poco probable para esta especie porque en realidad no es un ambiente tan variable, siempre van a tener una superficie horizontal de agua y a la misma distancia para pegar sus hilos (Eberhard 2000). Lo más probable es que estas arañas evolucionaran hacia diseños variables, como los observados en este estudio, porque resultaron exitosos y así favorecidos por la selección natural.

La simplicidad de estas telas podría estar casualmente relacionada a dos inusuales características: la extrema variabilidad en diseño de telas, y el comportamiento de construcción y manipulación de telas (Eberhard 1999). Se podría decir que los diseños son tan simples precisamente por esa variabilidad, de lo contrario sería mucho gasto de energía estar reparando y construyendo telas muy complejas.

La misma variabilidad de estas telas puede explicar el hecho de que solo resultaran relacionadas dos categorías de hilos (horizontales y verticales) y solo en cuanto a cantidad, y en todas las demás comparaciones no hubo ninguna relación; porque estas arañas han evolucionado hacia esa variabilidad que les ha favorecido y no han mantenido un patrón y una relación numérica entre sus hilos, ya que probablemente no hubiera sido tan favorable.

Agradecimientos

A Gilbert Barrantes y William Eberhard, por la ayuda desde el principio de mi proyecto.

Bibliografía

- Coddington, J. y C. Valerio. 1980. Observations on the Web and Behavior of *Wedilgarda* spiders (Araneae: Theridiosomatidae). *Psyche*. 87: 93-105.
- Coddington, J. 1986. The Genera of the Spider Family Theridiosomatidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 422: 1-96.
- Eberhard, W. 1990. Function and Phylogeny of Spider Webs. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21:341-72
- Eberhard, W. 1991. Notes on the Natural History of *Wedilgarda galapagensis* (Araneae: Theridiosomatidae). *Bull.Br.Aachnol.Soc.* (8): 246-248.
- Eberhard, W. 1999. Trolling for water striders: active searching for prey and the evolution of reduced webs in the spider *Wendilgarda* sp (Araneae: Theridiosomatidae). *Journal of Natural History*. 35: 229-251.
- Eberhard, W. 2000. Breaking the mold: behavioral variation and evolutionary

innovation in *Wendilgarda* spiders (Araneae: Theridiosomatidae). *Ethology, Ecology & Evolution*. 12:223-235.

Umaña, G. 2005. Los ríos de la cuenca del Golfo Dulce. En: Bolaños y Lobo (editores). *Historia Natural de Golfito, Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad. 71p

Cuadro 1. Promedios y desviaciones estándar de cantidad y longitud (cm) de hilos.

	Arriba		Horizontal		Vertical	
	Cantidad	Longitud	Cantidad	Longitud	Cantidad	Longitud
Adulto	2.60±0.85	6.50±1.61	2.06±1.01	7.26±3.29	10.2±5.95	2.6±0.7
Juvenil	1.64±0.70	4.24±0.98	1.41±0.50	6.29±1.64	5.88±1.99	1.3±0.4

Cuadro 2. Resultados del análisis de variancia multivariado comparando el número y la longitud (cm) de cada categoría de hilo entre arañas adultas y juveniles del género *Wendilgarda*. (* datos significativos)

Variable	F	gl	P
Número de hilos arriba	15.247	1	*0.000
Longitud de hilos arriba	27.307	1	*0.000
Número de hilos horizontales	6.163	1	*0.017
Longitud de hilos horizontales	1.295	1	0.261
Número de hilos verticales	8.472	1	*0.006
Longitud de hilos verticales	45.657	1	*0.000

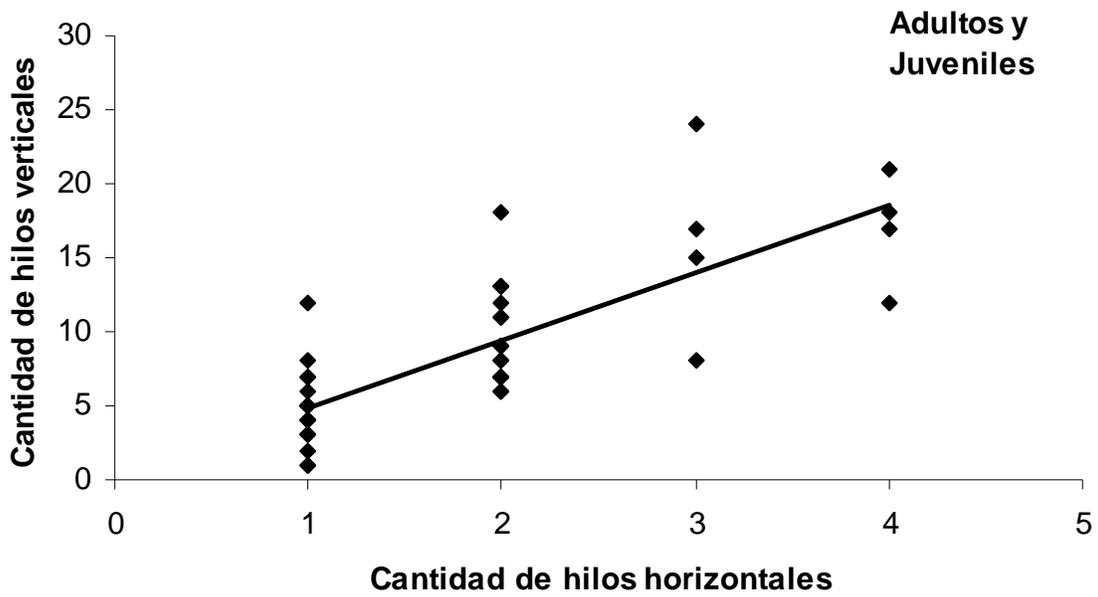


Fig. 1: Relación entre cantidad de hilos horizontales y cantidad de hilos verticales para todas las telas estudiadas ($R=0.605$; $F=71.4$; $gl=1/45$; $p<0.01$)

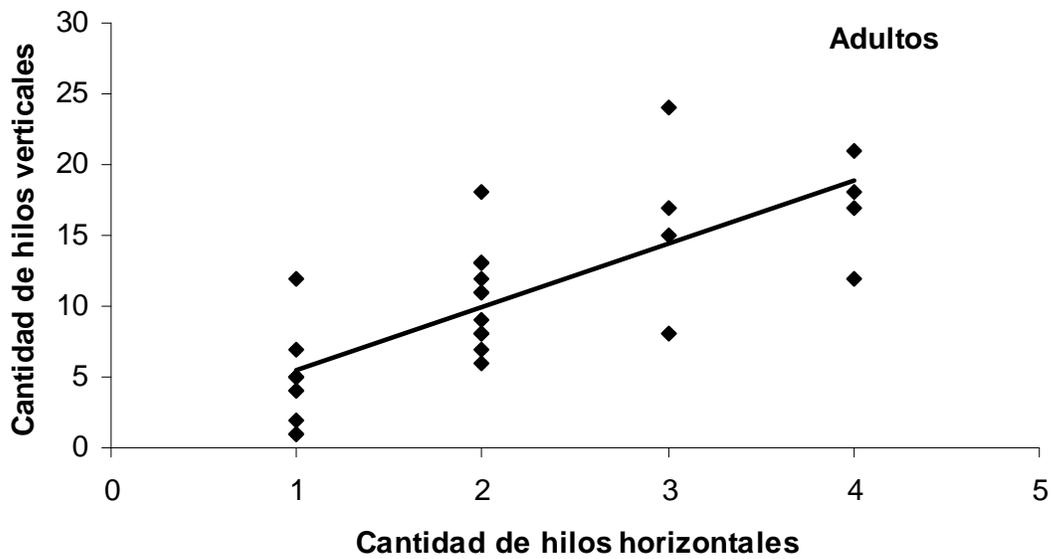


Fig. 2: Relación entre cantidad de hilos horizontales y cantidad de hilos verticales para todas las telas de adultos ($R=0.762$; $F=38.8$; $gl=1/45$; $p<0.01$)

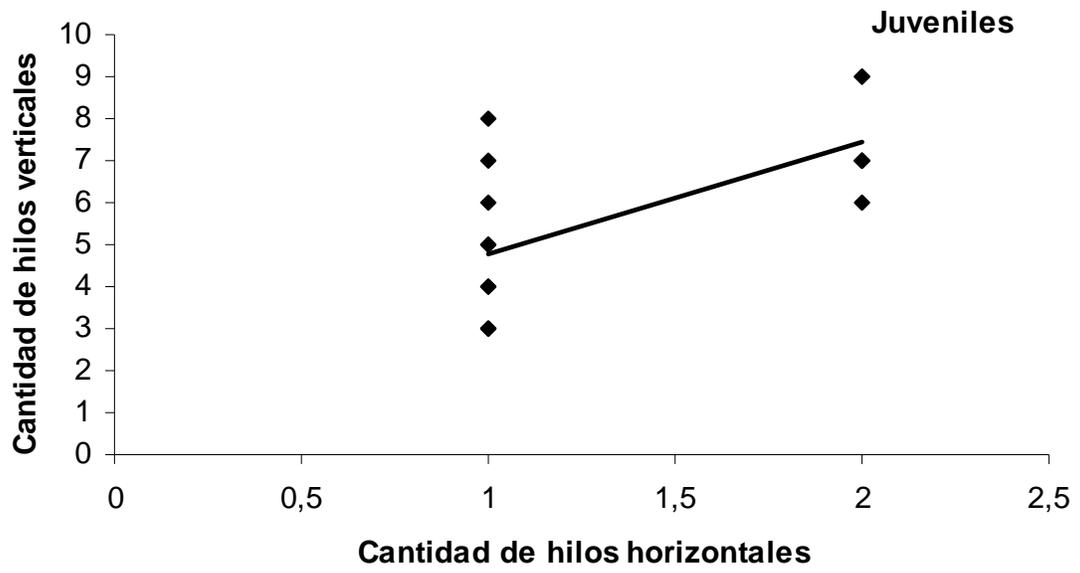


Fig. 3: Relación entre cantidad de hilos horizontales y cantidad de hilos verticales para todas las telas de juveniles ($R=0.668$; $F=12.1$; $gl=1/45$; $p<0.01$)



Fig. 4: Tela de un adulto de *Wendilgarda* sp.



Fig. 5: Tela de un juvenil de *Wendilgarda* sp.

Comportamiento territorial de *Anartia fatima* (Lepidoptera: Nymphalidae) en un parche de Asteraceae

Melissa Calderón

El comportamiento territorial en el orden lepidoptera ha sido un tópico poco estudiado, sin embargo, las mariposas en general han sido muy estudiadas por su abundancia y diversidad en todo el mundo, pero especialmente, en el trópico (Rutowski 1998). Un género de mariposas muy estudiado ha sido *Anartia* (Lepidoptera: Nymphalidae), con el que se han hecho desde estudios de distribución, taxonomía, ecología y comportamiento, hasta genética y análisis molecular, ya que son las mariposas más comunes del neotrópico (Silberglied *et al.* 1979). El género se encuentra restringido a pastizales en zonas húmedas, y es muy abundante en zonas alteradas por el ser humano, pero se pueden encontrar individuos donde sea que se encuentren plantas para alimentarse, ya sea, a los lados de los caminos o en campos de cultivo (Dasmahapatra *et al.* 2002).

La mariposa *Anartia fatima* (Fabricius, 1793) se encuentra distribuía desde Panamá hasta la frontera de México con los Estados Unidos (DeVries 1987). Los adultos visitan flores comunes de zonas abiertas, pero dependen de la abundancia de las fuentes de néctar, y abandonan las áreas que no tienen flores con néctar disponible. Se alimentan de varias especies de plantas, especialmente *Lantana camara*, *Hyptis mutabilis* y *Sida* sp. Se conocen como plantas hospederas *Ruellia* sp., *Justicia* sp., *Blechnum* sp., *Dicliptera* sp., todas de la familia Acanthaceae. Las hembras tienen un comportamiento en el que, usualmente, no ponen los huevos directamente sobre la planta hospedera, sino que, el único requisito para ovipositar, es la cercanía de una planta hospedera (Silberglied *et al.* 1979).

En estas mariposas, la mayor actividad ocurre entre las 10 de la mañana y la una de la tarde, en condiciones de sol directo, o con lluvia leve. Evitan la oscuridad del interior del bosque y raramente vuelan con fuertes vientos. Las poblaciones de *A. fatima* tienden a fluctuar y a disminuir mucho durante los meses secos y de poca lluvia, y las extinciones locales son muy comunes. Los individuos pueden entrar en un estado no reproductivo y formar agrupaciones en un refugio en la misma área, pero sin formar los típicos agregados estructurados característicos de otras mariposas tropicales (Silberglied *et al.* 1979).

Aunque tienen un periodo muy corto de vida adulta, que puede ser de tan solo una o dos semanas, a máximo 9 semanas, y están sujetos a una alta tasa de depredación, éstas mariposas son las más abundantes en Costa Rica y están presentes durante todo el año (DeVries 1987).

Dado que *A. fatima* es la mariposa más común del trópico, es importante estudiar su comportamiento territorial, ya que éste puede afectar la distribución, alimentación y reproducción, tanto de otras especies como de la misma. El objetivo de este estudio fue determinar si *A. fatima* presenta un comportamiento territorial, intraespecífico o interespecífico, en un campo de alimentación, y establecer si presenta diferentes comportamientos ante diferentes especies.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó en enero, 2008, en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, en la zona conocida como el Naranjal. Cerca de la entrada del refugio, se delimitó un parche de aproximadamente 16 x 20 m, en el cual abundaban individuos de *A. fatima* y

plantas de la familia Asteraceae. Se identificaron además, plantas de otras especies presentes en el área.

Las observaciones se realizaron entre las 8 am y 12 md, pero la actividad de *A. fatima* era óptima para la investigación cuando había sol directo sobre el área, hasta que la actividad y abundancia de las mismas disminuía, cercano el medio día. Pasada esta hora la actividad y abundancia era muy poca o nula.

Primero se observaron las mariposas que ingresaban al parche y se clasificaron inicialmente como morfoespecies. Posteriormente, algunas de éstas se clasificaron en el campo a especie y otras se recolectaron para su posterior identificación. Cuando una mariposa entraba al parche, se determinaba el comportamiento de *A. fatima* ante estas. El comportamiento de las morfoespecies se clasificó en: “pasó”, para los individuos que volaban sobre el parche; “llegó”, para los individuos que se posaban o se alimentaban de alguna planta diferente a la asteraceae; y “comió”, para los que se alimentaban de las plantas de Asteraceae.

La respuesta que tuvieran los individuos de *A. fatima* ante la presencia de la otras mariposas, se clasificó como: “nada”, si no hubo reacción de ningún individuo; “la siguieron”, si uno o más individuos de *A. fatima* siguió de lejos a la otra mariposa; y “la atacaron”, si uno o más individuos se acercaron. Para el estudio, se eliminaron las especies que estuvieron en el parche menos de 9 veces.

Se determinó el sexo de los individuos de *A. fatima* que reaccionaban ante otra mariposa, para saber si había una diferencia en el comportamiento territorial entre los sexos. Además, se capturó y sexó una muestra de toda la población para conocer la proporción de sexos. Para determinar el sexo del individuo, éste se capturaba y se observaba la genitalia. Los machos presentan valvas al final y tienden a tener el abdomen más delgado. Las hembras en cambio, tienen una estructura llana y el abdomen más grueso (Chacón *et al.* 2007).

Por último, para determinar el territorio de cada individuo, se cuadrículó una parte del área total, con 24 cuadrículas de 2 x 2 m. Se escogió un individuo que hubiera presentado un comportamiento agresivo ante otros individuos de *A. fatima* y se siguió durante un minuto, anotando las cuadrículas en las que estuvo y el comportamiento que presentó en estas, el cual se clasificó como “pasó”, “persiguió”, “la persiguieron”, “cortejó” y “comió”.

Se realizaron pruebas G, para analizar las relaciones entre: la especie y la acción que realizaba en el parche, la reacción de *A. fatima* ante las diferentes especies y la respuesta de *A. fatima* ante el comportamiento de las otras especies. Además se realizó una regresión para determinar la relación entre el comportamiento de *A. fatima* y la cantidad de cuadrículas visitadas y pruebas de chi cuadrado para comparar la cantidad de mariposas según la acción que realizaron y para comparar la cantidad de machos y hembras que persiguieron a las otras mariposas.

Resultados

En el área se encontraron especímenes de *Elephantopus*, *Pseudoelephantopus* (Asteraceae), *Pueraria phaseloides* (Fabaceae), *Blechum* sp (Acanthaceae) y *Lantana camara* (Verbenaceae), todas con flores.

En total se observaron 226 individuos de 21 especies diferentes a *A. fatima* que ingresaron al parche. Las especies más abundantes fueron, en orden, *Copaxa* sp, *Heliconius melpomene*, *Ascia monuste*, y *Philaethria dido*, (Cuadro 1). La mayoría de las especies sólo sobrevolaron por el parche (Cuadro 1). La especie más común fue *Copaxa*

sp, seguida de *Heliconius melpomene*, *Ascia monuste*, *Philaethria dido*, la morfoespecie 4 y *Phoebis* sp. Se observó que todas estas, excepto la morfoespecie 4, presentaron un vuelo más alto y rápido que las demás y no se acercaron a comer de la planta. La cantidad de individuos que sólo pasaron por el parche es mayor que la cantidad que se acercaron a comer ($\chi^2=101.13$; $gl=2$; $p<0.001$), pero las frecuencias en que lo hicieron fueron muy variables y no se muestra un patrón claro de comportamiento. Los resultados se detallan en el Cuadro 1.

Las especies que se observaron 9 veces o menos fueron, *Lycorea halia*, *Urania fulgens*, *Marpesia iole*, Morfoespecie 6 y Morfoespecie 7 que sólo se observaron una vez; Morfoespecie 5, que se observó 2 veces, Morfoespecie 2, que se observó en 4 ocasiones, *Marpesia merops*, observada 5 veces, *Dryas julia*, con 7 observaciones y Morfoespecie 3 con 9. Existe una diferencia entre las diferentes especies de mariposa y la acción que realiza dentro del parche de *A. fatima* ($G=111.25$; $gl=20$; $p<0.001$) (Cuadro 1). Las especies que más diferencias mostraron fueron *Copaxa* sp, *Junonia evarete*, Morfoespecie 4 y Morfoespecie 8 (Cuadro 1). La acción más común de *Copaxa* sp fue sólo pasar por el parche, y las veces que llegó a la vegetación o se alimentó de las plantas de Asteraceae, fueron mucho menores. Muy diferente fue el comportamiento de *Junonia evarete*, cuya acción más común fue alimentarse de la planta, y el comportamiento “pasó” no se observó ni una sola vez. Lo mismo ocurrió con la Morfoespecie 3 y la Morfoespecie 5, en las cuales el comportamiento “comió” fue más observado que “llegó” y “pasó”.

La reacción más común de *Anartia fatima* ante individuos de otras especies fue no perseguirlos ni atacarlos (Cuadro 2). Se encontró que *A. fatima* reacciona diferente dependiendo de la especie de mariposa que entre al parche ($G=60.292$; $gl=20$; $p<0.001$), principalmente ante *Anartia jatrophae* ($G=11.664$; $gl=2$; $p=0.003$), *Parides* sp ($G=9.183$; $gl=2$; $p=0.010$) Morfoespecie 4 ($G=8.905$; $gl=2$; $p=0.012$), Morfoespecie 1 ($G=6.882$; $gl=2$; $p=0.032$) y *Philaethria dido* ($G=6.684$; $gl=2$; $p=0.035$). Las especies más comúnmente atacadas fueron *Anartia jatrophae*, *Philaethria dido* y *Parides* sp., sin embargo la frecuencia con que fueron atacadas fue semejante a la frecuencia en que fueron ignoradas o perseguidas (Cuadro 2). Las especies más ignoradas fueron *Copaxa*, Morfoespecie 4, *Heliconius melpomene*, *Ascia monuste*, Morfoespecie 1 y *Phoebis sennae*. No existen diferencias en la respuesta que tiene *A. fatima* ante las acciones que realicen los individuos de otras especies ($G=8.541$; $gl=4$; $p=0.074$) (Cuadro 3).

De los individuos de *A. fatima* que persiguieron a otras mariposas y fueron capturados, todos fueron machos y ninguna fue hembra ($N=27$), y los machos persiguieron más que las hembras ($\chi^2= 21,6$; $gl= 1$; $p<0.001$). La proporción sexual en una muestra de 36 individuos fue de 20 machos y 16 hembras, o sea, una relación 1,25 machos por cada hembra.

Con respecto al territorio de cada individuo, se siguieron 102 machos de *A. fatima* (los machos seguidos no se marcaron así que en muchos casos pudo ser el mismo) que estuvieron en el parche. La menor cantidad de cuadrículas visitadas por un macho fue de 2 cuadrículas, y la mayor cantidad de cuadrículas visitadas fue de 17. En promedio (\pm desviación estándar), los machos visitaron 7.4 ± 3.1 cuadrículas, y la mayoría visitaron 9 cuadrículas. La acción “Pasó” fue la más comúnmente observada, seguida de “persiguió” y “perchó”. La mayoría de los machos presentaron el comportamiento “persiguió”, seguido de “perchó” y “pasó”, en los que, las cantidades de machos que los presentaron fueron muy similares. “La persiguieron”, “cortejó” y “comió” fueron los tres comportamientos menos realizados por los machos de *A. fatima*, donde “comió” fue la acción menos observada (Cuadro 4).

Las acciones “comió” y “cortejo” no presentaron relación con la cantidad de cuadrículas visitadas por los machos; mientras que las acciones “pasó”, “perchó”, “persiguió” y “la persiguieron” presentaron una relación con la cantidad de cuadrículas visitadas (Cuadro 5).

Discusión

Con respecto a la reacción de *Anartia fatima* ante otras especies, se demostró que su comportamiento está más influenciado por la especie que se presente que por la acción que estas estén realizando. Se ha reportado que las especies de *Anartia* se encuentran frecuentemente acompañados de *Junonia spp*, ya que se alimentan de varias plantas en común (DeVries 1987). En el presente estudio se demostró que *A. fatima* es bastante indiferente a la presencia de esta especie, aunque ambas mariposas estaban visitando las mismas flores dentro del parche.

Por otra parte, *A. jatrophae* fue menos ignorada. Ésta especie se encuentra en zonas más secas y con vegetación más baja, donde las plantas utilizadas por otras especies de *Anartia* no crecen. Es mejor colonizador porque tienen un mayor rango de plantas hospederas, se desarrolla en menos tiempo y tolera condiciones más secas (Silberglied *et al.* 1979). Éstas pueden no tener una fuerte competencia con *A. fatima* por los recursos, pero su presencia produjo mayor respuesta, probablemente debido a que, al tener un tamaño parecido (27- 30 mm) (DeVries 1987), puede que los machos de *A. fatima* estén confundiendo a los individuos de *A. jatrophae* con individuos de su misma especie, y por lo tanto, persiguiéndolas más.

Dado el hecho de que las mariposas realizan vuelos migratorios durante el día (Chacón *et al.* 2007), es de esperarse que una zona entre bosque secundario y bosque primario, como lo es el Refugio, tenga un gran tránsito de individuos durante todo el día. La gran mayoría de individuos de otras especies sólo sobrevolaron por el parche, pero no queda claro si éstas volaron sobre el área al realizar una migración hacia otro sitio, o buscaban alimento y no se acercaron a comer o permanecieron más tiempo en el sitio por influencia de *A. fatima* en ese lugar.

Muchos factores pueden estar determinando la reacción selectiva de *A. fatima* ante las diferentes especies. Uno de estos puede ser el tipo de vuelo que presente la especie, ya que se observó que las especies más ignoradas presentaron vuelos muy rápidos y altos. No hay que dejar de lado que perseguir a otros individuos conlleva un gasto grande de energía, lo cual es desfavorable para el organismo y por lo tanto, no se espera que sea la reacción más común.

La relación de machos y hembras en la población fue de casi 1:1, lo que indica que individuos de ambos sexos visitan el parche por igual, pero el hecho de que la cantidad de machos sea levemente mayor que la de hembras, podría deberse a que los machos generalmente tienden a mantenerse más tiempo en un sitio favorable para el cortejo, mientras que las hembras tienden a dispersarse más que los machos, en busca de plantas hospederas para poner los huevos (Rutowski 1998). También, es de esperarse que los individuos que reaccionaron ante la presencia de otras especies sean exclusivamente machos, ya que la mayoría del tiempo se encuentran buscando hembras para cortejar (Silberglied *et al.* 1979).

Temprano en la mañana, los machos de las mariposas diurnas se perchan en la vegetación, en zonas abiertas y soleadas, tanto para la termorregulación, como para vigilar el sitio mientras se calientan lo suficiente para poder realizar la búsqueda de hembras. Generalmente, se perchan con la cabeza hacia arriba, para tener un mayor campo de visión (Rutowski 1998). Los machos tienen dos tipos de comportamiento para

localizar a las hembras: espera o percharse, y búsqueda o patrullaje. La espera ocurre cuando los machos se posan en la vegetación, con las alas levemente extendidas e investigan los objetos que pasan. Pueden realizar un vuelo corto para inspeccionar su alrededor y a cualquier otra mariposa que pase. Este tipo de caza puede ser prolongado, aún si están persiguiendo otros machos u otras especies. Este comportamiento en *Anartia fatima* podría ser considerado como una simple inspección, en la cual la respuesta del individuo perseguido le da la información necesaria al perseguidor, para identificarlo, pero podría tratarse de un comportamiento agresivo, ya que se observó que los individuos que fueron perseguidos se alejaban o abandonaban el área.

Los machos generalmente regresan al mismo sitio de espera, luego de una cacería no exitosa (Silberglied *et al.* 1979). Las especies que tienden a percharse, pueden volar distancias considerables para llegar a estos sitios de cortejo, y generalmente no regresan al sitio previo, una vez que lo han investigado, por lo que se considera un comportamiento pseudoterritorial (Scott 1975). Se observó que el comportamiento más común en los machos de *A. fatima* fue “pasó”, lo que podría indicar que tienden a mantenerse más en vuelo que a percharse, que podría indicar que esta especie realiza vuelos constantes de un sitio a otro durante el día, recorriendo distancias cortas, regresando a los sitios ya visitados y que permanece poco tiempo en cada sitio. Su comportamiento se considera pseudoterritorial, ya que visitan y defienden varios territorios al día.

La búsqueda o patrullaje, es un método en el que los machos continuamente vuelan bajo sobre la vegetación, en búsqueda de hembras (Scott 1975). Usualmente inspeccionan áreas donde las hembras tienden a permanecer o poner los huevos, o en sitios donde las hembras vírgenes emergen de las pupas (Rutowski 1998). Los machos son generalmente fieles al sitio donde se encuentran, y persiguen tanto a otros machos de la misma especie, como a otras especies de mariposas, insectos, aves, hojas y hasta personas. Por lo general, los individuos perseguidos vuelan a otro sitio, y el residente regresa a su percha. Encuentros con otros machos pueden durar hasta 38 segundos, mucho más de los que duran con otros insectos. Esta fidelidad al sitio combinada con las interacciones agresivas, muestran un comportamiento territorial. Sin excepciones, los sitios defendidos contienen la planta hospedera (Lederhouse *et al.* 1992).

Según este comportamiento de búsqueda, era de esperarse que los machos visitaran varias cuadrículas durante el tiempo que permanecieron en el parche, ya que continuamente realizaban vuelos exploratorios en busca de hembras, y que el comportamiento “pasó” por la cuadrícula fuera el más común. Dado que el comportamiento “perchó” fue menos común, se podría considerar que esta especie pase más tiempo haciendo vuelos de reconocimiento, y que su principal estrategia para la búsqueda de hembras sea el “patrullaje”.

Además, podría presentar también un comportamiento pseudoterritorial, debido a que el comportamiento “persiguió” fue el segundo más importante. El comportamiento “cortejó” no tuvo relación con la cantidad de cuadrículas visitadas, muy probablemente debido a que la cantidad de hembras no depende del área o del territorio que esta inspeccionando el macho, y depende más de la cantidad de plantas hospederas que allí se encuentren (Silberglied *et al.* 1979). La poca incidencia del comportamiento “comió”, podría ser un indicador de que los machos se alimentan en las primeras horas del día, cuando se observó que la cantidad de hembras es aún muy poca, o bien, pasan más tiempo en búsqueda y cortejo de hembras.

Se podría concluir que los machos de *Anartia fatima* tienen un comportamiento territorial en los sitios favorables para la localización y cortejo de hembras. Los machos

persiguen no solo a otros machos de la misma especie, sino también a individuos de otras especies. Este comportamiento podría ser un vuelo de reconocimiento, pero la reacción ante otros individuos es diferente, dependiendo de la especie, y se considera un comportamiento agresivo porque los individuos perseguidos se alejan del sitio.

La estrategia para buscar hembras es principalmente el patrullaje. Dado que *A. fatima* realiza varios vuelos en búsqueda de hembras y no permanece en el mismo lugar durante mucho tiempo. El comportamiento es más de tipo pseudoterritorial, puesto que defienden el sitio en el que se encuentren en ese momento, y si el sitio resulta no ser favorable, lo abandonan.

Agradecimientos

A Lalo (Eduardo), por la ayuda con los reportes; al profesor William, por sus consejos; al Negro (Edwin) y Chuba (Juan Carlos) por los días de captura y a Javier por...todo.

Bibliografía

- Chacón, I. y J. Montero. 2007. Mariposas de Costa Rica. Instituto Nacional de Diversidad. Editorial INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 624 pág.
- Dasmahapatra, K., M. Blum, A. Aiello, S. Hackwell, N Davies, E. Bermingham y J. Mallet. 2002. Inferences from a rapidly moving hybrid zone. *Evolution* 56: 741–753.
- DeVries, P. 1987. The butterflies of Costa Rica and their Natural History: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Vol 1. New Jersey, Princeton University Press. 327 p.
- Lederhouse, R; S. Codella, D. Grossmueller y A. Maccarone. 1992. Host plant-based territoriality in the white peacock butterfly, *Anartia jatrophae* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Insect Behavior* 5: 721-728.
- Rutowski, R. 1998. Mating strategies in *butterflies*. *Scientific American* 279: 64.
- Scott, J. 1975. Flight patterns among eleven species of diurnal lepidoptera. *Ecology* 56: 1367-1377.
- Silberglied, R; A. Aiello y G. Lamas. 1979. Neotropical butterflies of the genus *Anartia*: systematics, life histories and general biology (Lepidoptera: Nymphalidae). *Psyche* 86:216-260.

Cuadro 1. Diversidad y abundancia de especies de mariposas observadas dentro del área de estudio y su comportamiento en el mismo. Golfito, 2008.

Especie	Comió	Llegó	Paso	Total
<i>Anartia jatrophae</i>	2	1	7	10
<i>Copaxa sp</i>	0	3	51	56
<i>Dryas julia</i>	2	0	7	7
<i>Ascia monuste</i>	0	1	18	19
<i>Junonia evarete</i>	6	5	0	11
<i>Marpesia merops</i>	1	3	1	5
<i>Marpesia iole</i>	0	0	1	1
<i>Lycorea halia</i>	0	0	1	1
<i>Heliconius melpomene</i>	0	3	17	20
<i>Philaethria dido</i>	0	4	15	19
<i>Phoebis sennae</i>	0	1	11	12
<i>Parides sp</i>	1	4	7	12
<i>Urania fulgens</i>	0	0	1	1
Morfoespecie 1	2	6	3	11
Morfoespecie 2	1	3	0	4
Morfoespecie 3	6	3	0	9
Morfoespecie 4	5	5	4	14
Morfoespecie 5	2	0	0	2
Morfoespecie 6	0	0	1	1
Morfoespecie 7	0	0	1	1
Morfoespecie 8	4	6	0	10
Total	32	48	146	226

Cuadro 2. Respuesta de *Anartia fatima* ante las especies más comunes que entraron al área de estudio. Golfito, 2008.

Especie	Ataque	Nada	Persiguió
<i>Anartia jatrophae</i>	4	3	3
<i>Copaxa sp</i>	2	36	18
<i>Ascia monuste</i>	1	11	7
<i>Junonia evarete</i>	0	6	5
<i>Heliconius melpomene</i>	4	13	3
<i>Philaethria dido</i>	4	7	8
<i>Phoebis sennae</i>	0	8	4
<i>Parides sp</i>	4	4	4
Morfoespecie 1	0	11	0
Morfoespecie 4	0	14	0
Morfoespecie 8	0	9	1
Total	19	122	53

Cuadro 3. Respuesta de *Anartia fatima* ante el comportamiento de los individuos de otras especies. Golfito, 2008.

Acción de la mariposa entrante	Respuesta de <i>Anartia fatima</i>			Total
	La atacaron	Nada	Persiguió	
Comió	1	28	3	32
Llegó	5	32	11	48
Pasó	14	89	43	146
Total	20	149	57	226

Cuadro 4. Comportamiento de los machos de *Anartia fatima*, en las cuadrículas visitadas durante un minuto. Golfito, 2008.

Cuadrículas visitadas	Número de machos	Comportamiento de <i>Anartia fatima</i>					
		Pasó	Perchó	Persiguió	La persiguieron	Comió	Cortejó
1	0	0	0	0	0	0	0
2	4	1	2	3	1	1	0
3	12	6	9	8	4	1	2
4	5	4	3	2	1	1	0
5	11	3	9	10	2	2	3
6	9	8	7	7	4	0	2
7	8	6	8	8	2	1	0
8	12	11	9	12	7	1	2
9	15	14	12	13	9	2	6
10	12	12	8	10	8	2	5
11	8	7	6	8	8	0	3
12	3	3	3	3	2	1	0
13	0	0	0	0	0	0	0
14	1	1	1	1	1	1	0
15	0	0	0	0	0	0	0
16	1	1	1	1	0	0	1
17	1	1	1	1	0	0	0
Total de machos		78	79	87	49	13	24
Total de observaciones		264	157	211	74	17	28

Cuadro 5. Relación entre el comportamiento de los machos de *Anartia fatima* y la cantidad de cuadrículas visitadas.

Comportamiento	R ²	gl	f	p
Pasó	0.360	1	44.257	0.000**
Perchó	0.134	1	13.112	0.001**
Persiguió	0.161	1	17.459	0.000**
La Persiguieron	0.110	1	6.962	0.011*
Comió	-0.090	1	0.011	0.920
Cortejó	-0.042	1	0.065	0.801

** p < 0.001 *p < 0.005

Las decisiones que toma una abeja Euglossina (Hymenoptera: Apidae) durante el día: las horas, colores y fragancias que prefieren

Carolina Esquivel

Las abejas euglossinas (Apidae: Euglossini) recolectan fragancias de varias fuentes como hongos y corteza de árboles pero principalmente de orquídeas (Dressler 1968). Este comportamiento es lo que permite atraerlas usando cebos con fragancias comerciales (Powell y Powell 1987). El uso de estas sustancias es lo que ha permitido coleccionar especímenes que de otro modo sería casi imposible, y facilita obtener de manera rápida una muestra grande de abejas y conocer la diversidad, abundancia relativa, estacionalidad de un sitio y hasta la fenología de algunas especies de orquídeas (Dressler 1982).

Las euglossinas tienen una lengua larga que utilizan para acceder al néctar de flores con corolas tubulares profundas (Weng y Lobo, 2005). Se ha observado que estas abejas siguen rutas fijas de forrajeo, buscando flores que dan pocos recursos pero de manera predecible durante varios días (Roubik y Hanson 2004), sin embargo, cuando se realizan experimentos de marcaje por lo general se recapturan muy pocos individuos (Ackerman y Montalvo 1985) entonces existe confusión con respecto al movimiento de las poblaciones de abejas y como aprovechan los recursos.

En este estudio se utilizaron cebos con atrayentes químicos para observar algunos aspectos del comportamiento de estas abejas. Como objetivos se plantean: 1- Por medio de un experimento de captura-recaptura determinar si las abejas euglossinas regresan al mismo lugar en donde encontraron un recurso (fragancia), 2- Observar si hay diferencias entre especies en cuanto al atrayente que eligen, 3- Obtener picos de actividad para las abejas en general y comparar los picos de actividad de las especies más abundantes para ver si hay diferencias, 4- Determinar si hay preferencia por algún color de cebo.

Materiales y métodos

El trabajo se realizó en la quebrada La Gamba ubicada en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito del 25 al 27 de enero y del 2 al 3 de febrero del 2008 entre las 8:00 a.m. y 1:30 p.m. Los primeros tres días se colocaron cebos de algodón humedecidos con salicilato de metilo o esencia de vainilla que se colgaron a más o menos 1 m del suelo y a medio metro entre sí, con una red entomológica se capturaron las abejas conforme iban llegando y se marcaban con distintos colores de esmalte para uñas o corrector utilizando una marca diferente para cada día. De cada abeja se anotó la especie, la hora de llegada, a cual cebo llegaba y si cargaba polinarios.

Los otros días de trabajo se colocaron 4 cebos solo con salicilato de metilo pintados con tempera roja, azul y amarilla y uno se dejó blanco. Se contó el número de abejas cada 10 minutos por color de cebo.

Se hizo una prueba de χ^2 para determinar si había diferencia en el atrayente que escogían las abejas, sumando los datos para todas las especies. Para saber si había diferencia entre especies por el atrayente se hizo una prueba G sin tomar en cuenta los datos de *Exaerete frontalis*. También se hizo un χ^2 para determinar si había diferencia entre los picos de actividad de las 5 especies de abejas más abundantes, para esta prueba se agruparon los datos en categorías de 1 hora. Para determinar si había diferencias en el color de cebo que elegían las abejas se hizo una prueba de χ^2 .

Resultados

Durante los primeros tres días de trabajo se marcaron 333 abejas, que se clasificaron en 12 especies. La especie *Euglossa erythrochlora* fue la más abundante con 102 individuos, luego *Eu villosiventris* con 76, *Eu mixta* con 40, *Eu saphirinna* con 37 y *Eu imperialis* con 34, para el resto de especies se capturaron menos de 15 individuos (Fig. 1). El atrayente que las abejas prefirieron fue el salicilato de metilo ($X^2=235.169$, g.l.=1, $p < 0.001$) (Fig. 2). Al separar por especie la preferencia por atrayente se observa que hay diferencias según la especie ($G= 81.083$, g.l.= 9, $p < 0.0001$), la mayoría prefirió el salicilato, sin embargo, *Eulaema cingulata* tuvo preferencia absoluta por la vainilla y se observa que *Eu erythrochlora* no guarda la misma proporción que se observa en las otras especies que prefirieron el salicilato sino que tiene una afinidad más alta hacia este atrayente. Los datos también presentan diferencias en el caso de *Eu sp2*, ya que se observa que tienen casi la misma cantidad de individuos en ambos atrayentes, sin embargo, estos datos corresponden a 2 especies que en el campo son difíciles de separar ya que son muy semejantes (Cuadro 1).

Tomando en cuenta todas las especies, la mayor actividad se daba entre las 10:00 a.m. y las 11:30 a.m. (Fig 4). Al comparar entre sí los picos de actividad para las 5 especies más abundantes no se observan diferencias ($X^2= 25.89$, g.l.= 20, $p= 0.169$) (Fig. 5).

En cuanto a las recapturas, de las 333 abejas que se marcaron solo se recapturaron 4, una *Eu sp* que fue recapturada el mismo día 45 minutos después, una *Eu erythrochlora* recapturada 24 minutos después, una *Eu saphirinna* recapturada 4 días después y una *Eufriesea lucifera* recapturada 7 días después. Esto representa un 1.20% de la muestra.

Para la preferencia de color, se observa que las abejas no se distribuyeron igual en todos los colores de los cebos ($X^2= 34.967$, g.l.= 3, $p < 0,001$), en el gráfico se observa que el color que más visitaron fue el azul, el blanco y amarillo obtuvieron un número de visitantes similar y el menos visitado fue el rojo (Fig. 6)

También se presenta un cuadro que resume los nuevos reportes en relación a los datos presentados por Weng y Lobo (2005) para el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, tanto de especies de abejas como de polinarios que no se habían asociado a una especie de abeja particular (Cuadro 2)

Discusión

El hecho de que se encontraran más individuos en el salicilato que en la vainilla se debe a que el salicilato de metilo es un atrayente muy general. En cambio, se ha observado en otros experimentos que la vainilla atrae una cantidad menor de abejas (Weng 1997), además se encontró que *Ei cingulata* solo se sentía atraída por la vainilla, esto sugiere una mayor especificidad del atrayente. En el caso de sustancias que están presentes en las flores pero que son muy generales, la orquídea limita la llegada de otras abejas que no la polinizan por la forma o tamaño de la flor y la combinación de aromas (Weng 1997).

El pico de actividad general es el mismo que se ha reportado en otras investigaciones, de 10:00 a 11:30 a.m., cuando la intensidad de la luz solar es óptima para que las abejas entren en calor para volar pero no demasiado fuerte, por eso después de medio día se presenta una disminución en la actividad (Zúñiga 1999). Además, no se encontraron diferencias entre los picos de actividad para las 5 especies más abundantes.

Se ha encontrado que la actividad de las euglossinas responde a cambios de temperatura en la mañana, pero no durante su pico de actividad (Roubik y Hanson 2004), como el trabajo se realizó siempre en horas muy cercanas al pico de actividad, es posible que no se encontraran las diferencias de actividad relacionadas al tamaño corporal de la abeja que mencionan algunos autores, en donde entre más grande es la abejas más tarde puede volar gracias a que su abdomen tiene una mayor área superficial que le permite eliminar calor más rápidamente (Roubik y Hanson 2004).

Para el experimento de marcaje y recaptura, los resultados fueron similares a los de otros autores que han utilizado el mismo tipo de marca, Ackerman y Montalvo (1985), recapturaron el 7 % de las abejas que marcaron haciendo un esfuerzo de muestreo mayor. Ellos proponen que recapturar estas abejas es un evento improbable ya que 1- Tienen poblaciones extremadamente grandes, 2- Evitan sobrecolectar una sustancia ya que el atrayente reduce su atractivo (Eltz *et al* 2005) ó 3- existe un problema con el marcaje, ya sea que las marcas pueden ser removidas o que el marcaje es traumático y la abeja muere o no regresa al sitio.

También es probable que el rango en el que vuela la abeja sea muy amplio y por lo tanto la abeja no vuelve a pasar por el mismo sitio (Kroodsma 1975). Se ha sugerido que las hembras de abeja euglossina, siguen rutas fijas de forrajeo (Dressler 1982), pero los machos al no estar atados a un nido se pueden mover mucho más, pasan la noche en flores y pueden empezar su ruta de forrajeo en un punto diferente todos los días (Kroodsma 1975). Según Janzen (1971), los machos pueden tener hasta 3 territorios diferentes en donde buscan alimento, fragancias y hembras, y se ha observado que pueden recorrer hasta 24 Km. diarios, todo esto puede dificultar el hecho de reobservarlos en el mismo sitio. Además se a sugerido que las abejas que llegan a un nuevo recurso son aquellas que no han establecido su ruta de forrajeo (Roubik y Hanson 2004).

Sin embargo, en un experimento (Kroodsma 1975) se logró recapturar un número considerable de abejas, un 17.5%, por lo que el autor concluye que un cierto número de abejas permanece en el mismo lugar y es recapturable durante la misma mañana o en los días posteriores al marcaje. Se necesita más investigación para encontrar el porque de estos resultados contradictorios.

Se ha observado que insectos criados en laboratorio y que nunca han visto una flor, tienen una preferencia innata hacia algún color (Lunau y Maier 1995), en el caso de abejas primerizas se ha observado que presentaban este tipo de preferencia hacia el color azul y el ultravioleta (Borges 2006). Las abejas son tricromáticas, tienen fotorreceptores para ultravioleta (235 nm), azul (440 nm) y verde (540 nm), por lo tanto se ven especialmente atraídas por estos colores y no tienen receptores para el rojo, por lo que no responden tan fuertemente a este color (Borges 2006). Esto es congruente con lo que se encontró en el experimento con los cebos de colores, en donde, el color más visitado fue el azul y el de más baja visitación el rojo.

Agradecimientos

Quiero expresar mi agradecimiento a Jorge Lobo, Eduardo Chacón, Paul Hanson, Pablo Gutiérrez, Javier Gómez y Pedro Bolaños por la ayuda que me brindaron con sus ideas y comentarios, la identificación y montaje de las abejas y con algunos materiales para el trabajo de campo.

Bibliografía

Ackerman, J.D. y A.M. Montalvo. 1985. Longevity of Euglossine bees. *Biotropica* 17: 79-81.

- Borges, R.M. 2006. Pictures at an exhibition: Bees view Van Gogh's sunflowers. *Journal of Biosciences* 31: 503-506.
- Dressler, R.L. 1968. Pollination by Euglossine bees. *Evolution* 22: 202-210.
- Dressler, R.L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual review of ecology and systematics* 13: 373-394.
- Eltz, T, Roubik, D.W. y K. Lunau. 2005. Experience-dependent choices ensure species-specific fragrance accumulation in male orchid bees. *Behavioral ecology and sociobiology* 59: 149-156.
- Janzen. D.H. 1971. Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203-205.
- Kroodsma, D. E. 1975. Flight distances of male Euglossine bees in orchid pollination. *Biotropica* 7: 71-72.
- Lunau, K y E,J, Maier. 1995. Innate color preferences in flower visitors. *Journal of comparative physiology* 177: 1-19.
- Powell, A. H. y G.V. Powell. 1987. Population dynamics of male Euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19: 176-179.
- Roubik, D.W. y P.E. Hanson. 2004. Abejas de orquídeas de la América tropical: Biología y guía de campo. Instituto Nacional de Biodiversidad. Heredia, Costa Rica. 352 p.
- Weng, J.L. 1997. Atracción química y transporte de polinarios de orquídea por abejas euglossinas (Hymenoptera: Euglossinae). En: Bolaños, F, Lobo, J y D. Briceño (Ed). *Curso de biología de campo*. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología. 52-57 p.
- Weng, J.L. y J. Lobo. 2005. Las abejas euglossinas del Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito. En: Bolaños, F. y J. Lobo (eds.) *Historia Natural de Golfito*, Costa Rica. Editorial INBio. Heredia, Costa Rica. 149-158 p.
- Zúñiga, F. 1999. Preferencia de hábitat y de cebo en machos de abejas del género *Euglossa* (Hymenoptera: Euglossinae) en dos estratos. En: Bolaños, F y G. Umaña (Ed). *Curso de biología de campo*. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología. 113-121 p.

Cuadro. 1. Número de abejas por especie que se capturaron en dos atrayentes. Se observan algunas diferencias en la preferencia según la especie, no se tomó en cuenta *Ex frontalis* para la prueba ($G= 81.083$, $g.l= 9$, $p< 0.0001$). (*Eu* sp1: no se identificó, *Eu* sp2: se compone de 2 especies que no era posible reconocer en el campo: *Euglossa crassipunctata* y *Euglossa cyanaspis*)

Especie	Vainilla	Salicilato
<i>Euglossa mixta</i>	0	40
<i>El bombiformis</i>	1	5
<i>Ef lucifera</i>	2	5
<i>Euglossa imperialis</i>	2	31
<i>Exaerte frontalis</i>	1	1
<i>Euglossa erythrochlora</i>	2	100
<i>Euglossa villosiventris</i>	1	75
<i>Euglossa</i> sp1	2	7
<i>Eulaema cingulata</i>	7	0
<i>Euglossa</i> sp2	7	6
<i>Euglossa saphirinna</i>	1	35
Total	26	305

Cuadro 2. Nuevos reportes de abejas y polinarios con respecto a lo reportado por Weng y Lobo (2004) para la Reserva Nacional de Vida Silvestre de Golfito.

Especie	Polinario
<i>Exaerete frontalis</i>	
<i>Eulaema cingulata</i>	
<i>Euglossa cyanaspis</i>	
<i>Euglossa erythrochlora</i>	<i>Mormodes</i> , 2 no identificados

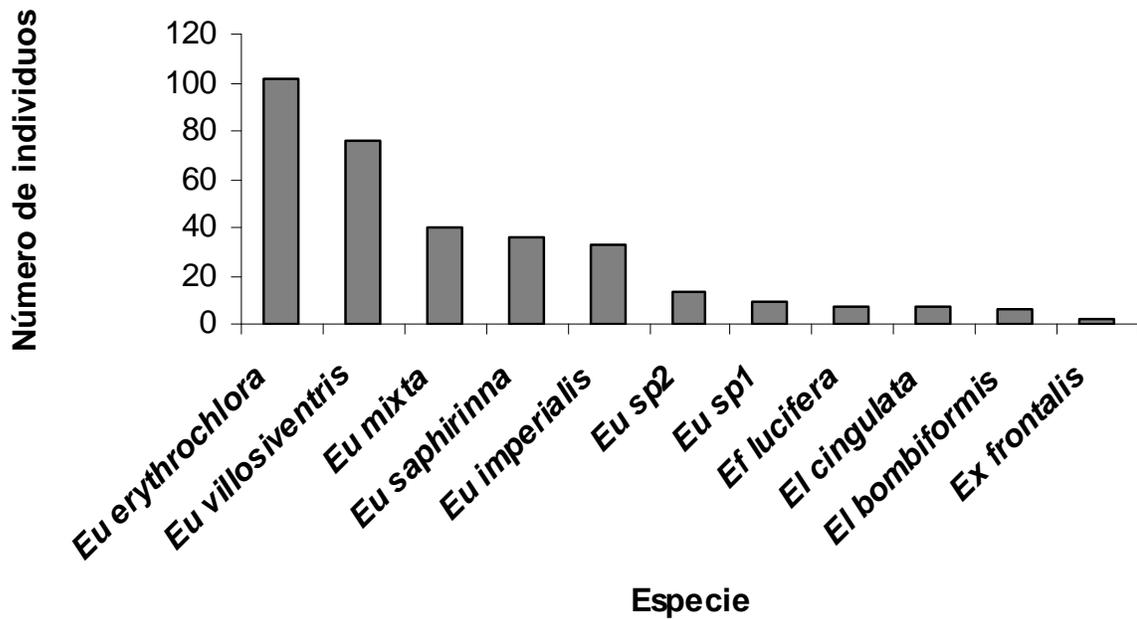


Fig. 1: Número de individuos por especie que se capturaron y marcaron del 25 al 27 de enero en la quebrada La Gamba. (*Eu sp1*: no se identificó, *Eu sp2*: se compone de 2 especies que no era posible reconocer en el campo: *Euglossa crassipunctata* y *Euglossa cyanaspis*)

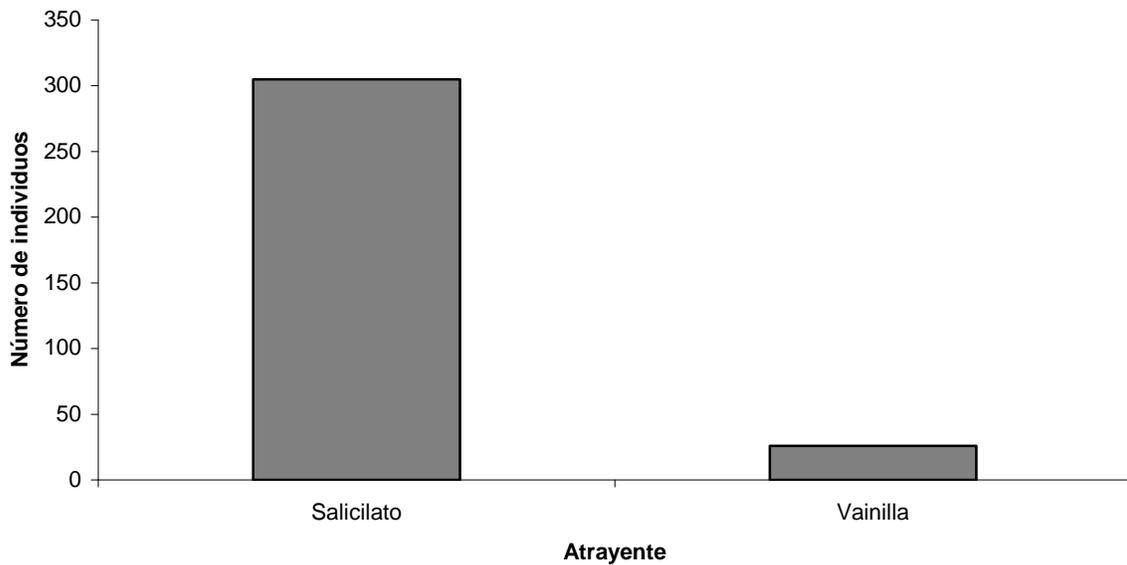


Fig. 2: Número de abejas colectadas en dos atrayentes durante 3 días de colecta en la quebrada La Gamba ($\chi^2 = 235.169$, $g.l = 1$, $p < 0.001$).

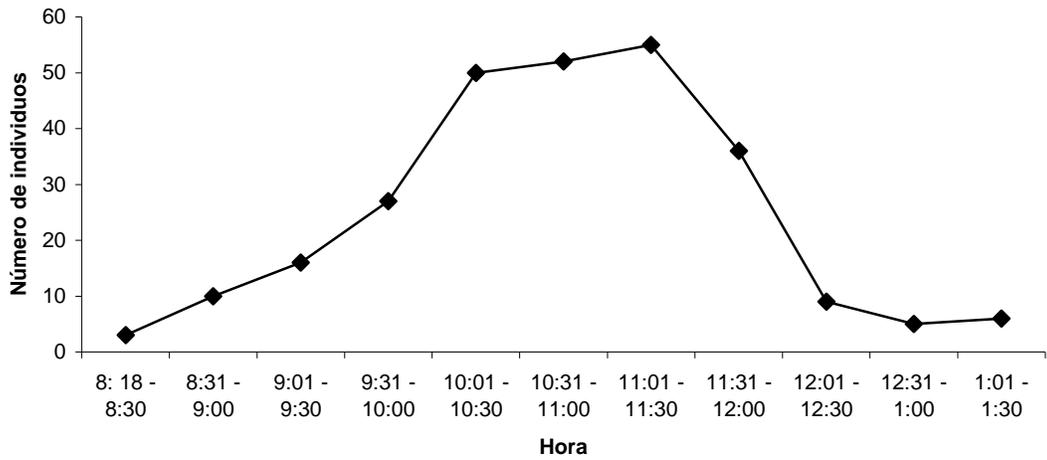


Fig. 4: Pico de actividad para el total de abejas capturadas del 25 -27 de enero en la quebrada La Gamba.

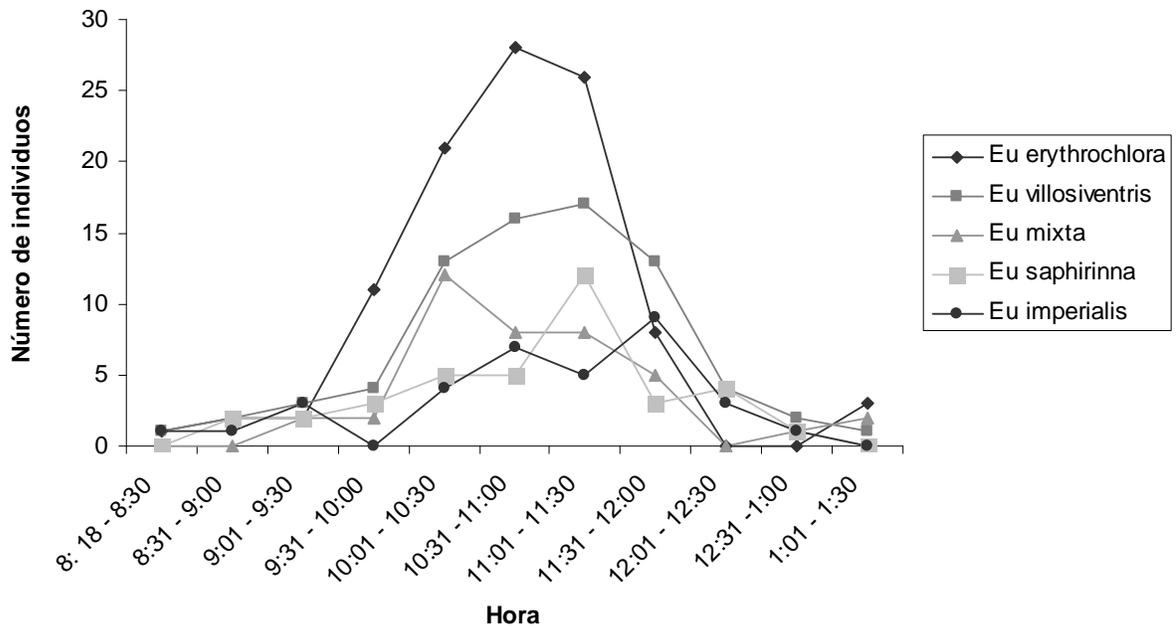


Fig. 5: Picos de actividad para las 5 especies de abejas con más de 13 individuos capturados durante 3 días de observación ($X^2 = 25.89$, g.l= 20, $p = 0.169$).

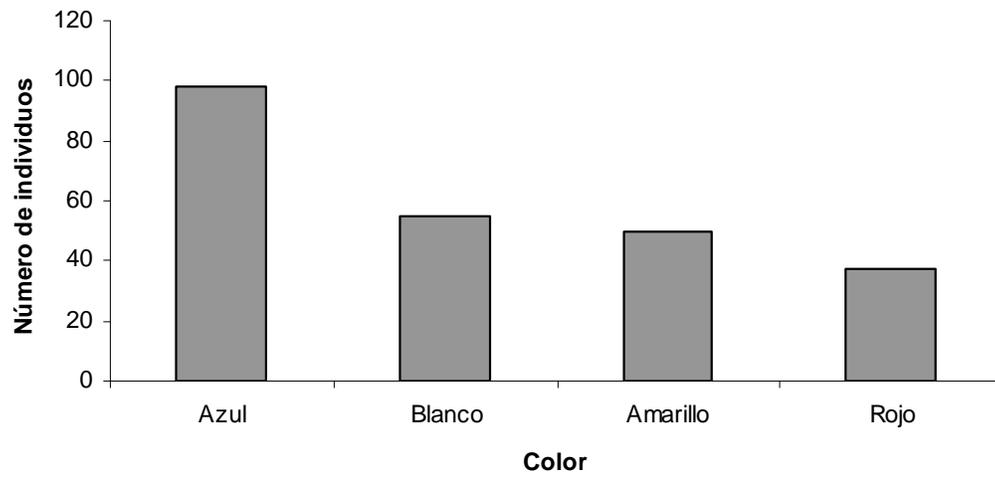


Fig. 6: Número de individuos que visitaron cada color de cebo durante 2 días usando salicilato de metilo como atrayente ($X^2= 34.967$, g.l= 3, $p < 0.001$).

Evaluación del efecto antropogénico sobre la preferencia de recursos de cuatro géneros de peces de agua dulce

Ana Rocío Ramírez-Sánchez

Costa Rica es un país de alta precipitación y de numerosos ríos, los cuales en su mayor parte nacen y aumentan su caudal por filtración a lo largo de su cauce; aunque hay otros que pueden brotar de la tierra y a veces formar pequeños charcos con aguas ácidas, muy ricas en dióxido de carbono y ocasionalmente con aguas termales (Bussing 1997). Es esta gran variedad morfológica y física de los ríos de nuestro país, lo que ha generado una gran diversidad de peces asociados a ellos. Pero como todo individuo natural existen factores ambientales y físicos que influyen en la distribución, la ecología y el comportamiento de los peces, como lo son la velocidad de la corriente, la temperatura, el tipo de fondo, el tamaño del río, disposición de recursos (alimento, refugio, reproducción), entre otros (Bussing y López 1977).

Así, dentro de cada hábitat las especies se destacan por comportamientos únicos, como por ejemplo alimentación específica, reproducción en determinadas épocas del año, migraciones altitudinales a otros sectores del río o a las desembocaduras de los mismos, etc. En lo que a alimentación respecta, se sabe que los peces utilizan diferentes y amplios nichos alimenticios, es decir se encuentran peces con hábitos carnívoros, herbívoros u omnívoros. En este sentido existe mucha variedad pues hay especies que se alimentan de insectos (acuáticos o terrestres según su hábitat), otros son piscívoros y algunas especies omnívoras (comen insectos, semillas y detrito orgánico) (Bussing 1997).

A pesar de que los ecosistemas acuáticos son hábitats tan diversos e importantes, actualmente son los que más han sufrido los impactos causados por la actividad humana en las últimas décadas. El problema radica en que estas actividades pueden alterar los procesos químicos, físicos o biológicos asociados a fuentes de agua, modificando la comunidad biológica residente, y con esto la integridad biótica de dicho ecosistema (Mason 1984). Entre los impactos más importantes en la degradación de los ríos están: la pérdida de vegetación riparia, erosión, sedimentación, introducción de especies exóticas, contaminación química y orgánica. Todo esto ha generado fluctuaciones en la incidencia de luz, en la turbidez del agua, en el pH, en la temperatura y en las fuentes de comida, por lo cual se han reportado muchos casos de peces afectados, a nivel de salud, reproductivo, de comportamiento e inclusive de cambios en sus preferencias (Silveira *et al.* 2002 y Ashley *et al.* 2004).

Como los requerimientos de los peces varían en gran forma a través del desarrollo y según el nicho que ocupen, se sabe que la presencia de contaminantes como fosfatos, nitratos y residuos domésticos como detergentes, abonos agrícolas, cloro, metales, materia oxidable, desechos orgánicos y agentes patógenos, están alterando directamente el equilibrio en los patrones ecológicos, el comportamiento, la cantidad de oxígeno disuelto en el agua, la visibilidad, la tasa reproductiva y la homeostasis de los peces. Y de manera indirecta al disminuir o aumentar la cantidad y la calidad del alimento disponible (Haslam 1990).

Esto último se debe a que cuando los individuos están en crecimiento, tienen ciertos requerimientos. Por ejemplo, que el alimento este disponible, que sea reconocido, que tenga tamaño adecuado, además de ser preferido y digerido por el pez. Y se sabe que características como el tamaño de la partícula, el color, textura, sabor, etc., influyen en el tipo de dieta que tienen los peces (Garatun-Tjeldstø *et al.* 2006). Este es el motivo por el cual se cree que los residuos de comida acumulada en los ríos, podría alterar la

dieta de los peces, pues esta funciona como fuente adicional de alimento. Por ejemplo, el pez *X. birchmanni* en condiciones naturales, vive en las tierras bajas de Río Panuco en el este de México, actualmente este río está sujeto a inundaciones estacionales y alteraciones antropogénicas, lo cual ha hecho variar la disponibilidad de recursos en el río y ha puesto a este pez en la lista de especies amenazados (Fisher *et al.* 2006).

En fin, el conocer los hábitos alimenticios de las poblaciones de peces es una variable ecológica de vital importancia, sobre todo para poder entender el rol de estas especies en el ecosistema (Soares y Vazzoler 2001). Es por esto y por la gran influencia que tiene la contaminación en la integridad ecológica de los ecosistemas, que la meta de este trabajo es evaluar si se está generando algún efecto, en las preferencias de alimento que tienen los peces en sus ambientes naturales, a causa de la contaminación.

Materiales y Métodos

El muestreo se realizó durante el mes de enero del 2008 en la estación de la Universidad de Costa Rica en Golfito. Se escogieron 7 pozas (réplicas) en dos ríos de la zona, uno de ellos fue el río La Cañaza, el cual tiene un alto impacto antropogénico a causa de bolsas de basura, desagües y todo tipo de desechos no convencionales; el otro fue el río La Gamba, el cual no presentaba ningún impacto antropogénico visible como en el anterior. El muestreo en ambos ríos se realizó con el fin de determinar si existían diferencias en la preferencia de recursos por parte de los peces, debido a este impacto antropogénico.

Para esto se puso en una poza a la vez y a disposición de los peces tres recursos, los cuales eran atún, galleta soda y una fruta de los alrededores proveniente de un árbol del género *Ficus*. Cada recurso se introdujo a la poza contenido en una pantimedia amarrada al extremo de un tubo de PVC o una rama de 1m, este tubo se incrustó en el suelo de la poza a una profundidad que permitiera a la pantimedia colgar y que la parte con recurso quedase sumergida en el agua, esto con el fin de poder contabilizar cuantos individuos llegaban a cada recurso y a que especie pertenecían (Fig. 1). La identificación se logró con la captura de un espécimen testigo de cada especie diferente que llegó a picar alguno de los recursos. Para recolectar los peces se utilizó un chinchorro y una atarraya.

Los tres recursos se pusieron simultáneamente y se contabilizaron los individuos de cada especie que llegaron a picar durante 10 min., este procedimiento se repitió en las siete pozas de cada río muestreado. Además en cada poza se tomaron medidas físicas como la velocidad de la corriente, profundidad de la poza y ancho del cauce, con el fin de poder caracterizar mejor el microambiente en que se encontraban los peces. Por último, se hizo un Chi-cuadrado para ver si la proporción de picoteos entre especies en cada sitio fue diferente, así como para ver si habían diferencias en los picoteos de las especies compartidas por los dos ríos. Además, como la variable dependiente (No. de observaciones o picadas) se midió en más de una ocasión para cada recurso, es decir 7 veces en cada río, se realizó un ANDEVA de mediciones repetidas, para ver si existían diferencias en las preferencias de los peces según el río donde estaban y según la especie.

Resultados

En total llegaron a aprovechar los recursos ofrecidos 4 géneros, que son *Astyanax*, *Brachyrhaphis*, *Hyphessobrycon* y Morfoespecie 1 (Manchita), los cuales presentaron una proporción de observaciones o picadas muy diferente según el sitio ($\chi^2= 682.8$; $gl= 3$; $p< 0.001$). De estos cuatro géneros el río La Gamba y La Cañaza comparten a *Astyanax* y *Brachyrhaphis*, que también presentaron una proporción de picadas muy diferente a lo

esperado según el río ($\chi^2= 162.5$; $gl= 1$; $p< 0.001$). Mientras que el género *Hyphessobrycon* se encontró sólo en La Gamba y la Morfoespecie 1 sólo en La Cañaza. Así mismo, cabe resaltar que el género más observado fue *Astyanax* y el menos fue la Morfoespecie 1 (Cuadro 1).

A niveles generales se determinó que la cantidad de observaciones presentes en La Gamba fue mucho mayor que la que presentaba La Cañaza ($F=9.10$; $gl= 1, 9$; $p= 0.015$; Fig. 2), así como también la cantidad de observaciones resultó ser diferente al tomar como factor el género ($F= 41.72$, $gl= 1, 9$, $p< 0.001$; Fig. 3), siendo *Astyanax* el que poseía más observaciones. Por otro lado la proporción de observaciones para los géneros compartidos por los ríos fue similar, es decir para ambos ríos el género más común fue *Astyanax* y el menos común fue *Brachyrhaphis* ($F= 4.35$; $gl= 1, 9$; $p= 0.067$; Fig. 4).

Con respecto a los recursos ofrecidos, se encontró que el recurso más picado o utilizado fue el atún ($F= 7.24$; $gl= 2, 18$; $p= 0.005$; Fig. 5). También, se encontró que los peces utilizaron el recurso en proporciones diferentes en cada río ($F= 6.30$; $gl= 2, 18$; $p= 0.008$), ya que el atún y la fruta fueron los recursos preferidos en La Gamba, mientras que en La Cañaza fueron el atún y la galleta (Fig. 6). Por último se encontraron diferencias en la preferencia de los peces por el recurso según género ($F= 13.46$; $gl= 2, 18$; $p< 0.001$) y según el río ($F= 8.50$; $gl= 2, 18$; $p= 0.003$), pues se vio que el género *Hyphessobrycon* prefirió la fruta y Manchita la galleta y el atún (Fig.7). Mientras que *Astyanax* prefirió el atún y la galleta en el río La Cañaza, y en La Gamba prefirió el atún y la fruta. Además, se pudo apreciar que el género *Brachyrhaphis* tuvo preferencias por la galleta en la Cañaza y en la Gamba por el atún y la fruta (Fig. 8).

Discusión

El hecho de que se encontraran solo cuatro géneros aprovechando los recursos puede deberse a la ecología de los mismos (Cuadro 1), pues todos son peces de la columna de agua que viven en aguas de poca a moderada velocidad. También sus costumbres alimenticias justifican la llegada de estos géneros, pues *Astyanax* es omnívoro por lo que suele comer todo lo que este a su alcance, *Brachyrhaphis* es insectívoro por lo que tiende a subir a la superficie a conseguir comida e *Hyphessobrycon* come insectos terrestres por lo que también sube a la superficie, estas técnicas de forrajeo pueden ser la causa de que estos géneros encontraran el alimento ofrecido en la superficie y lo utilizaran (Bussing 1997). Esto se comprueba aún más cuando observamos las técnicas de forrajeo de otros peces que se encontraban en las pozas pero que no aprovecharon el recurso, por ejemplo, se vieron individuos pertenecientes al género *Astatheros* de la familia Cichlidae y varios individuos de la familia Pimelodidae, los cuales buscan su alimento en el fondo de las pozas, motivo por el cual no subieron a picar los recursos ofrecidos en la superficie (Bussing 1997).

Según Umaña (2005), en el río La Cañaza la diversidad de insectos acuáticos disminuye en los sitios que reciben agua contaminada por efluentes domésticos, en estos lugares más contaminados, el mayor cambio observado es la ausencia de los grupos de insectos acuáticos más sensibles a la misma. También fue alta la correspondencia entre los grupos de insectos encontrados y su tolerancia teórica a condiciones de contaminación, reforzando la idea de que esta quebrada llega contaminada hasta el mar, luego de pasar por la zona urbana contigua a la misma. Es importante mencionar que la causa de que se encontraran mucho más individuos en La Gamba que en la Cañaza (Fig. 2), puede ser precisamente esta diferencia en la integridad de los ecosistemas entre los dos ríos.

También, se ha demostrado que los peces tienen una gran preferencia por sitios con más cobertura boscosa, ya que bajo estas circunstancias hay un aumento de fuentes alóctonas de alimento y de refugios que los protegen contra depredadores (aves, mamíferos) (Mazzoni e Iglesias-Rios 2002). Esta es otra razón de las diferencias de proporciones en las observaciones, pues en La Gamba existe mucha más cobertura boscosa en las orillas que en La Cañaza, en donde se veían grandes extensiones o playones alejados del bosque o extensiones de plantaciones que no dan la misma complejidad que un bosque secundario.

Que el género *Astyanax* fuese el más común se debe a que este pez es una especie generalizada, es decir vive en todo tipo de ríos, arroyos, riachuelos, pantanos y charcos estancados, incluso bajo en un ámbito amplio de corrientes (de poca a mucha) (Bussing 1997). Esto lleva a pensar que la Morfoespecie 1 que tuvo menos individuos (Fig. 3), es una especie rara o de requerimientos más específicos, pero como esta especie no pudo ser identificada no se puede asegurar esto, pues se desconoce su ecología. Sin embargo, lo que sí se podría concluir en este caso, es que para poder obtener las siete réplicas de La Cañaza se recorrieron alrededor de 3Km, mientras que en La Gamba encontrar las 7 pozas fue mucho más sencillo y se recorrió alrededor de 1Km, por lo que no se puede descartar que la Morfoespecie 1 estuviese en este río, pues no se terminó de recorrer y aún tenía mucho más pozas en donde se podría encontrar a Manchita.

Por otro lado el encontrar el género *Hyphessobrycon* sólo en La Gamba (Fig. 4) puede deberse a que este tiene requerimientos alimenticios muy específicos, pues su alimento principal son los insectos terrestres (Bussing 1997), los cuales fueron observados en mayor cantidad en las orillas de La Gamba. Hay dos razones con las que se podría entender esto, la primera es que en La Gamba hay mucha más cobertura vegetal en las orillas del río, dando el ambiente adecuado para que los insectos terrestres anden cerca, mientras que en La Cañaza hay mucha más distancia entre el bosque y las orillas del río. La segunda se basa en que La Gamba es un río menos frecuentado por los locales y visitantes debido a su lejanía y difícil acceso, permitiendo que los insectos anden en las orillas del río sin espantarse hacia el bosque, mientras que en La Cañaza ocurre justamente lo opuesto pues es un río muy visitado.

Además, en otros estudios se ha demostrado que algunos peces se encuentran ausentes en ciertos cuerpos de agua, a causa de un aumento en la cantidad de su comida, ya que este desequilibrio en la disposición de recursos hace el agua más turbia y altera el pH. Los cuales son factores que afectan el éxito reproductivo de algunos peces, en especial aquellos de familia Characidae, pues interfiere con la movilidad de las larvas y los huevos, disminuyendo el éxito reproductivo de los peces en estas zonas (Shelford y Powers). Esta podría ser otra de las razones por las que *Hyphessobrycon* se encontrara solo en La Gamba, porque como ya se menciona La Cañaza se encuentra bajo un efecto importante de residuos de materia orgánica.

En relación a las especies compartidas, no es ninguna sorpresa que *Astyanax* sea el género más común en ambos ríos para este estudio (Fig. 4), porque como ya se mencionó tiene ciertas características que lo hacen una especie generalista y por ende fácil de adaptar, esto a pesar de que los ríos difieran en el nivel de integridad ecológica que poseen. Ahora bien que el género *Brachyrhaphis* sea el menos abundante en ambos ríos (Fig. 4), no quiere decir que este sea raro, esto simplemente se podría estar viendo así, a causa de la abundancia exagerada del género *Astyanax*, pues números similares de individuos de *Brachyrhaphis* se han visto en estudios y muestreos anteriores (Bussing 1997 y Espinoza 2005).

Con respecto a las preferencias en los recursos, el hecho de que el atún sea el recurso más utilizado resulta lógico por dos razones principales (Fig. 5), una es que de los tres recursos este era el que tenía el olor más fuerte y por ende los peces lo podrían localizar más fácilmente, pues como se sabe la mayoría de los peces de agua dulce localizan sus alimentos por medio de la vista y el olfato (Riedel y Krug 1997; Ide *et al.* 2003). La segunda se basa en que este es el recurso con más proteínas de los tres ofrecidos, y estas son un componente esencial en el desarrollo (tamaño, peso y fuerza del cuerpo) de los peces al igual que en muchos otros organismos (Dahlgren 1981), así como también una de las fuentes de energía necesarias para aquellos peces pertenecientes a la columna de agua y por ende más activos ya que se mantienen contra las corrientes (Steven *et al.* 2006).

Según Dahlgren (1981), hay un incremento significativo en la fecundidad, en el diámetro del ovario y en el tamaño del vitelo, en aquellas hembras que han tenido dietas con altos niveles de proteínas. Es por esto que la calidad de la comida se ha determinado como un factor clave que en el éxito reproductivo de ciertas especies de peces. Este podría ser otro motivo por el cual el atún sea el recurso preferido en este estudio.

Un ejemplo de cómo la contaminación altera los ambientes acuáticos es el oxígeno, el cual es una de las sustancias más importantes en el agua de un río. Y como sabemos los organismos acuáticos utilizan el oxígeno disuelto, por lo que su gasto severo sería un problema para los mismos. Según Umaña (2005), el O₂ tiene un gasto más severo en ríos que tienen una alta concentración de materia orgánica, debido a que surgen bacterias que oxidan esta materia, pero gastan el O₂ en el proceso. Otro ejemplo es el pez *Mogurnda mogurnda*, el cual presentó una diferencia en sus preferencias, pues de todas sus opciones este pez escogió 5 comidas en las dietas en un río contaminado, y escogió tres diferentes en la zona no contaminada. En fin, los cambios de las dietas de los peces en aguas contaminadas, se puede explicar por el hecho de que los alimentos son simplemente más abundantes en el hábitat contaminado que en el que no, y su mayor abundancia se refleja directamente en la dieta del pez (Jeffrey y Williams 1980).

Es por los ejemplos anteriormente citados, que en este trabajo no se descarta el hecho de que las diferencias encontradas en el uso de los recursos según el sitio y género (Figs. 6 y 8), se debe a que los peces de La Cañaza al tener acceso a restos de comida humana por bolsas de basura y desagües, prefieren comer de esta que la brindada en condiciones naturales, en este caso la fruta (pero también pueden ser hojas, flores, insectos, etc.). Esta teoría se complementa con el cambio de preferencia en La Gamba donde los peces prefirieron comer más fruta y menos galleta, lo que concuerda con que el ambiente esta mejor conservado en esta zona. Sin embargo, aún en La Gamba los peces prefirieron el atún, por lo que se cree que para comprobar esta teoría se deben hacer muestreos más grandes, que incluyan especies en condiciones especiales (raras, amenazadas, específicas, entre otros).

Ahora bien el hecho de que los cuatro géneros estén aprovechando los recursos de forma diferente (Fig. 7), puede deberse a que las especies que coexisten tienden a desarrollar estrategias para particionar los recursos limitantes, y así evitar la competencia interespecífica directa. Esta repartición de recursos se puede ver reflejada en las diferencias de selectividad de presas o incluso en sus actividades de forrajeo (Zimmerman y Vondracek 2007).

Es importante mencionar que nuestros resultados de preferencias de *Brachyrhaphis* e *Hyphessobrycon* no coinciden con la literatura, pues como ya se mencionó el primero come insectos acuáticos y el segundo terrestres. Pero esto no es ninguna sorpresa, ya que aunque en algunas especies de peces tienen preferencias por

ciertos recursos alimenticios, es poco probable que algún pez en su medio natural, se alimente de un solo recurso específico, todo esto dependerá de la disponibilidad de los mismos, y de otros factores como la intensidad de competencia (Ashley et al. 2004).

Además, se sabe que hay muchos factores que influyen en la dieta de los peces, por ejemplo Hartz y colaboradores (1996) observaron que el material vegetal (hojas, frutos, flores, semillas, etc.) era la fuente alimenticia más importante en los periodos más calientes del año, mientras que los insectos lo eran durante las épocas frías del año, lo que indica la posible existencia de diferencias estacionales en las preferencias de los peces. Esta puede ser perfectamente el caso de *Hyphessobrycon*, que prefirió comer fruta a pesar de que su dieta está dominada por insectos terrestres, debido a que el estudio se hizo en verano, pero esto debe investigarse más a fondo. El hecho de que *Brachyrhaphis* prefiriera comer atún a pesar de no ser su principal recurso alimenticio puede deberse a varias razones. Una de ellas es la selección de pareja por parte de las hembras, la cual puede variar con el acceso a recursos. Por ejemplo algunas hembras de la *Poeciliidae* requieren de una dieta alta en proteínas para poder criar, por lo que buscan a los machos más alimentados, ya que esto puede ser indicio de una buena fuente de alimentos para ellas (Hunt et al. 2005).

En conclusión, con los datos obtenidos en este estudio se puede observar un cambio parcial en las dietas de los peces, lo cual se podría achacar a la contaminación orgánica de las zonas urbanas. Sin embargo, se cree necesario incluir mediciones de otras variables (como el tamaño y el sexo de los peces) y factores (), que puedan ayudar a determinar bien los patrones en las preferencias alimenticias de los peces, y así comprobar o descartar la hipótesis aquí propuesta.

Agradecimientos

Agradezco a los coordinadores del curso por su guía durante el proceso, tanto el práctico como el teórico. También le doy gracias a las malas por toda su ayuda, en especial a Raquel y a Pucca. Por supuesto a mi mamá por su aporte económico. Y por último agradezco a todos los compañeros por sus sugerencias y apoyo.

Bibliografía

- Ashley, J., W. Ward, J. Paul, J. Hart y J. Krause. 2004. The effects of habitat and diet based cues on association preferences in three-spined sticklebacks. *Behavioral Ecology* 15(6): 925-929.
- Bussing, W. 1997. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica. 468p.
- Bussing, W. y M. López. 1977. Distribución y aspectos ecológicos de los peces de las cuencas hidrográficas del Arenal, Bebedero y Tempisque, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 2: 13-37.
- Dahlgren, B. 1981. Impact of different dietary protein contents on fecundity and fertility in the female Guppy, *Poecilia reticulata*. *Biology of Reproduction*. 24: 734-746.
- Espinoza, M. 2005. Efectos en la composición y estructura de peces desde la desembocadura hasta una catarata en uno de los afluentes del Río Cañaza. *Biología de Campo* 159-170.
- Fisher, H., B. Wong y G. Rosenthal. 2006. Alteration of the chemical environment disrupt communication in a freshwater fish. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 273: 1187-93.

- Garatun-Tjeldstø, O., H. Ottera, K. Julshamn y E. Austreng. 2006. Food ingestion in juvenile cod estimated by inert lanthanide markers and effects of food particle size. *ICES Journal of Marine Science* 63: 311-319.
- Hartz, S., C. Silveira y G. Barbieri. 1996. Alimentação das espécies de *Astyanax* Baird and Girard, 1854 ocorrentes na lagoa Caconde, RS, Brasil (Teleostei, Characidae). *Revista UNIMAR* 18: 269-281.
- Haslam, S. 1990. River pollution: An ecological perspective. Belhaven Press. London. 253p.
- Hunt, J., R. Brooks y M. Jennions. 2005. Female mate choice as a condition-dependent life-history trait. *American Naturalist* 166:79–92.
- Ide, L., E. Urbinati y A. Hoffmann. 2003. The role of olfaction in the behavioural and physiological responses to conspecific skin extract in *Brycon cephalus*. *Journal of Fish Biology* 63: 332-343.
- Jeffrey R. y N. Williams. 1980. Mining pollution and the diet of the purple-striped gudgeon *Mogurnda mogurnda* Richardson (Eleotridae) in the Finniss river, northern territory, Australia. *Ecological Monographs* 50(4): 457-485.
- Mason, C. 1984. Biología de la contaminación del agua dulce. Editorial Alhambra, S.A. Madrid, España. 289 p.
- Mazzoni, R. y R. Iglesias-Rios. 2002. Distribution pattern of two fish species in acoastal stream in southeast Brazil. *Journal of Brazilian Biology* 62(1): 171-178.
- Riedel, G. y L. Krug. 1997. The forebrain of the blind cave fish *Astyanax hubbsi* (Characidae). II. Projections of the olfactory bulb. *Brain, Behavior and Evolution* 49: 39-52.
- Shelford, V. y B. Powers. An experimental study of the movements of herring and other marine fishes. Contribution from the Puget Sound Marine Station. 315-334.
- Silveira, F., F. Gertum y S. Hartz. 2002. Diet of *Astyanax* species (Teleostei, Characidae) in an atlantic forest river in southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 45(2): 223-232.
- Soares, L. y A. Vazzoler. 2001. A diel changes in food and feeding activity of sciaenid fishes from the south-western atlantic, brazil. *Journal of Brazilian Biology* 61(2): 197-216.
- Steven, M., A. Stevenson, A. Hawthorne y L. Alexander. 2006. Methods for predicting food allowances from body length in tropical and temperate ornamental fish species. *Journal of Nutrition* 136: 2081S-2083S.
- Umaña, G. 2005. Los ríos de la cuenca del Golfo Dulce. In: Lobo, J y F. Bolaños (eds). *Historia Natural de Golfito*. INBio. Heredia, Costa Rica. 264p.
- Zimmerman, J y B. Vondracek. 2007. Brown trout and food web interactions in a Minnesota stream. *Freshwater Biology* 52, 123–136.

Cuadro 1: Total de observaciones por género y sitio, Golfito 2008.

Familia	Género	Nombre común	Sitio		Total
			Cañaza	Gamba	
Characidae	<i>Astyanax</i>	Sardina o coliroja	999	2569	3568
Poeciliidae	<i>Brachyrhaphis</i>	Olomina	25	590	615
Characidae	<i>Hyphessobrycon</i>	Sardinita o Panama tetra		556	556
	<i>Manchita</i>		104	104	
Total			1128	3715	4843

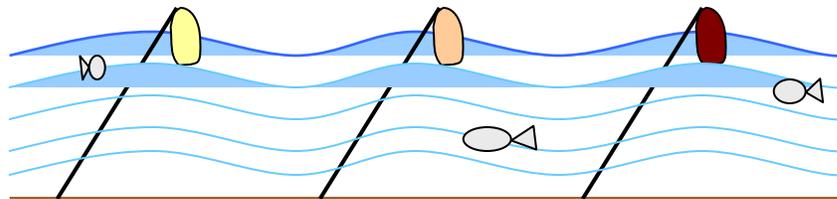


Fig. 1: Metodología empleada durante el muestreo de preferencia de recurso en peces de agua dulce.

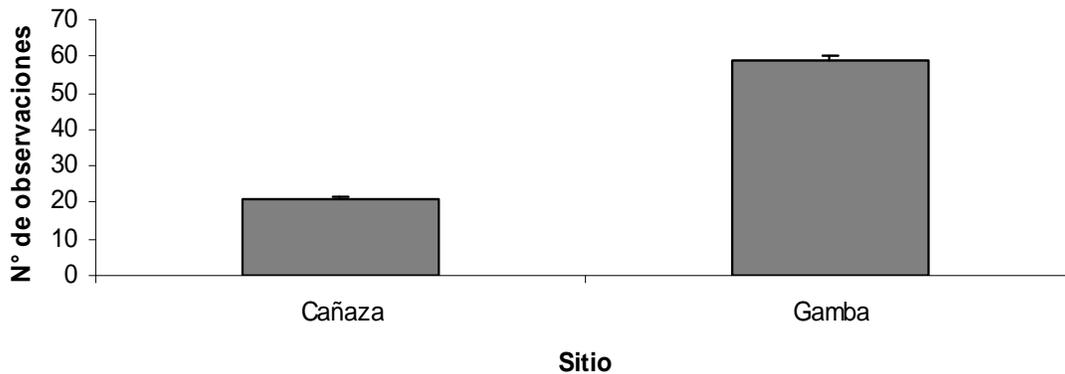


Fig. 2: Promedio (+ Error estándar) de observaciones para cada río muestreado, Golfito 2008.

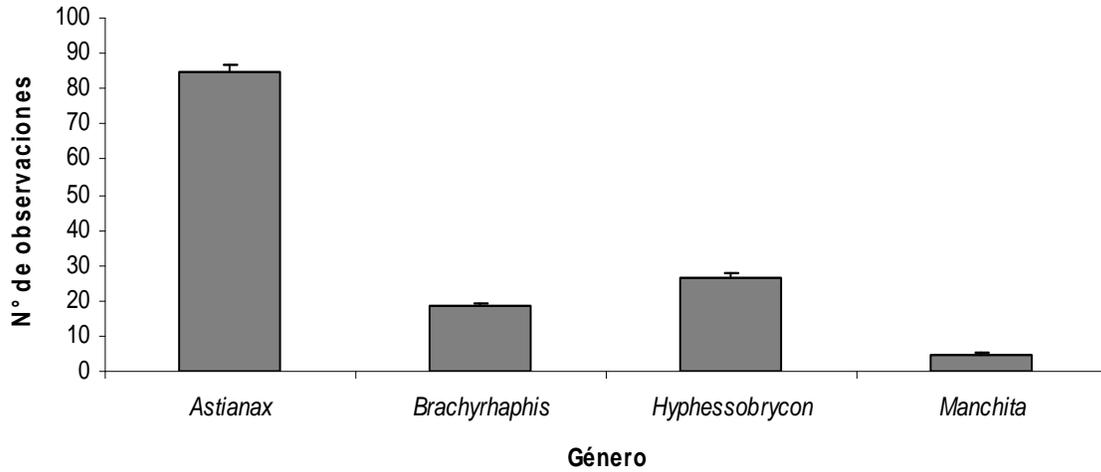


Fig. 3: Promedio (+ Error estándar) de observaciones para cada género estudiado, Golfito 2008.

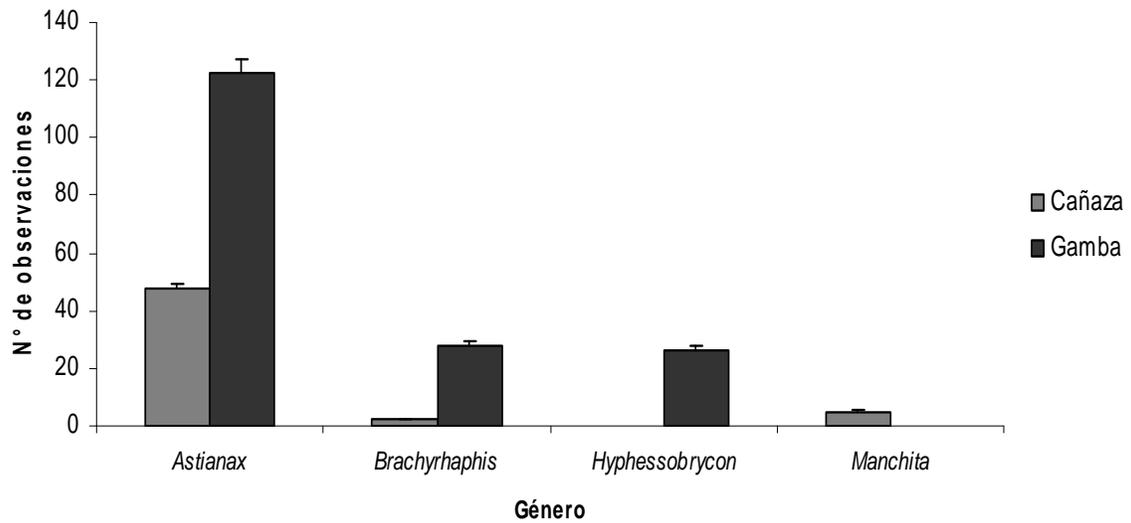


Fig. 4: Promedio (+ Error Estándar) de observaciones para cada género según el sitio de estudio, Golfito 2008.

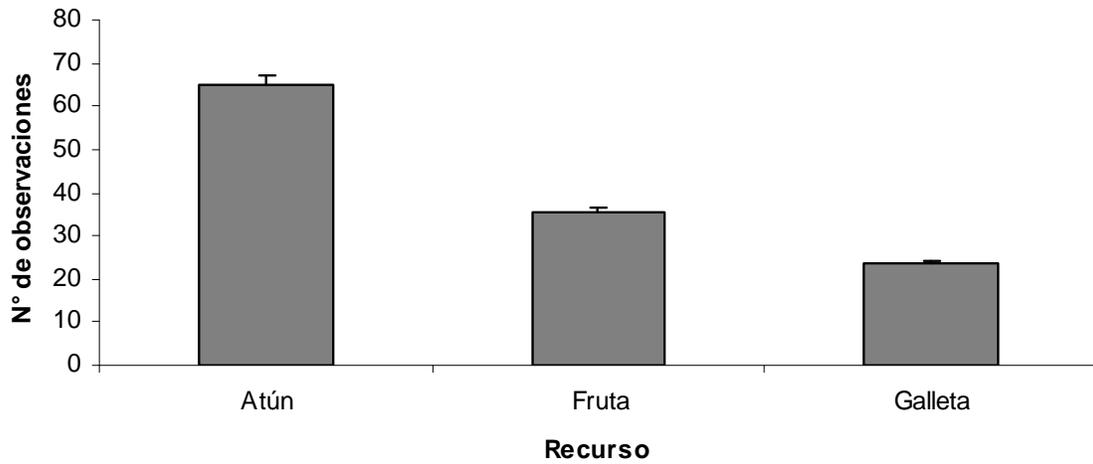


Fig. 5: Promedio (+ Error estándar) de individuos que llegaron a picar cada recurso, Golfito 2008.

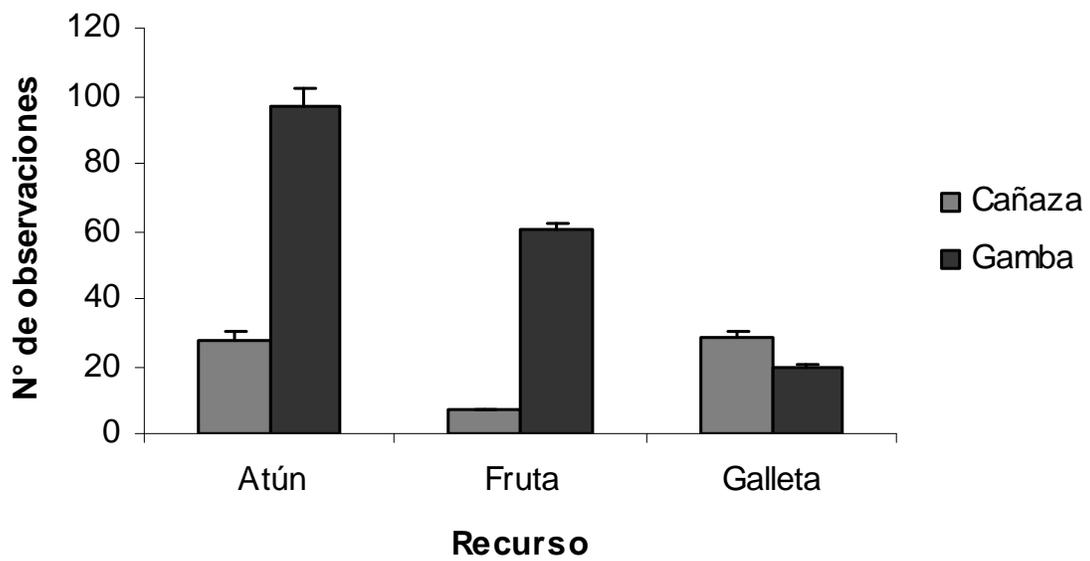


Fig. 6: Preferencias de recursos según el sitio de muestreo, Golfito 2008. (+ Error estándar).

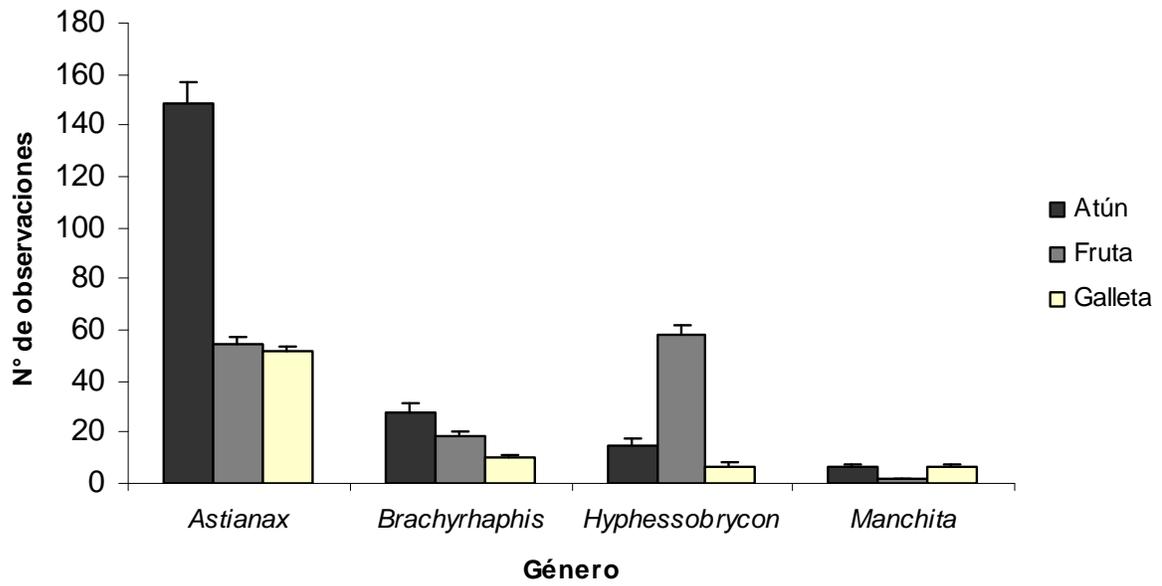


Fig. 7: Preferencias de recursos para cada género estudiado, Golfito 2008. (+ Error Estándar).

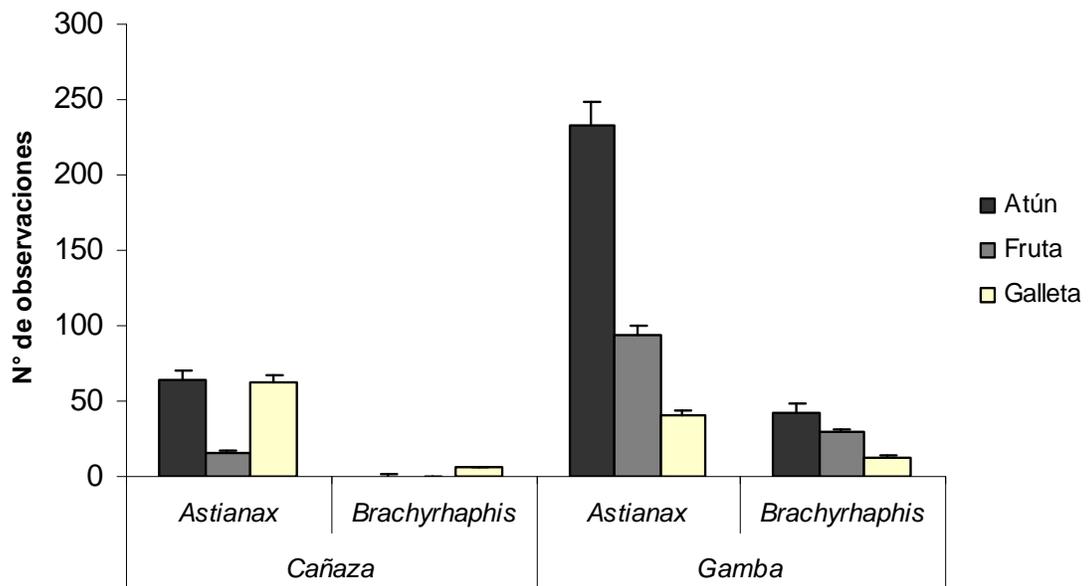


Fig. 8: Preferencias de recursos de los géneros observados según el sitio de estudio, Golfito 2008. (+ Error estándar).

Distribución y preferencia de sitio de la sardina de río, *Astyanax aeneus* (Characidae) en una quebrada

Juan Carlos Zúñiga

Los ríos son sistemas muy complejos y presentan grandes fluctuaciones que afectan la distribución de la ictiofauna presente. Los peces se mueven a través de estos sistemas durante sus vidas, siendo más abundantes en áreas en donde las condiciones abióticas y bióticas son mejores (Schlosser 1991). En muchos sistemas tropicales, las fluctuaciones en la lluvia son el mayor efecto en la época, variando el ambiente de gran manera. Para los organismos acuáticos los cambios de precipitación afectan temporal y espacialmente el ambiente (Chapman y Kramer 1991).

Tanto la temperatura, Ph, incidencia de la luz, turbidez, salinidad, disponibilidad de alimento y otros van a afectar la distribución, tamaño y supervivencia de los peces y son estos factores más la adición y sustitución de especies las que llegan a moldear la comunidad ictiológica de un sitio (Peterson y Rabeni 1996; Jackson et al. 2001; Villela et al. 2002). En un río de orden inferior, como el del presente estudio, se encuentran comunidades de baja diversidad y poco estructuradas, por ser sitios poco complejos pero con alta variabilidad en el ambiente y van a ser factores como recolonización, éxito reproductivo y el soportar condiciones extremas los que afecten la distribución de la ictiofauna (Espinosa 2005).

Entre los miembros de la familia Characidae están las llamadas sardinias de ríos, estos habitan todo tipo de ambientes, desde pantanos y lagos hasta pequeñas quebradas. *Astyanax* es un género dominante en Centro y Sudamérica con más de 70 especies o formas distintas. En Costa Rica es *Astyanax aeneus* la especie de mayor distribución, localizándose en todo tipo de ríos, de mucha a poca corriente así como en pantanos y charcos estancados (Bussing 2002).

Esta sardina resiste desde aguas salobres a quebradas de 1000 m de altura y temperaturas de 20 a 37C. Se alimentan de casi cualquier cosa, como algas, semillas, hojas, insectos y crías de su misma u otra especie. Se reproducen muchos meses al año aunque en ciertos lugares puede ser estacional y es común que forme cardúmenes sobre cualquier sustrato (Bussing 2002).

Aunque esta sardina tiene una muy amplia distribución, la misma a lo largo de los ríos no es continua. La abundancia de peces va a variar dependiendo de muchos factores como la velocidad y profundidad de corriente así como las preferencias por micro-hábitats (Jowet et al. 1996; Villela et al. 2002).

Dada la amplia distribución del pez y su fuerte influencia sobre otras especies, ya sean peces, insectos, aves que los depredan e incluso como dispersores de semillas, así como su posible uso como bioindicador; el objetivo de este trabajo es observar la distribución de la población de *Astyanax aeneus*, así como ver la preferencia de sitio y las diferencias entre estadios, a lo largo de una quebrada en Golfito, Costa Rica y las posibles fuerzas ambientales que modifican dicha distribución.

Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo en la Reserva Biológica de Golfito, ubicada en la provincia de Puntarenas, Costa Rica durante el mes de Enero y los primeros días de Febrero del 2008. Se trabajó en la quebrada La Lechería, perteneciente a la cuenca del

Térraba y abarcó desde el inicio del manglar, hasta antes de una catarata a 3200 m aproximadamente del inicio del manglar.

Para la quebrada analizada, el inicio de la sección de manglar, se determinó en la región antes de la observación de especies como *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans*, además del helecho de manglar *Acrostichum aureum* que caracterizan este tipo de ecosistemas. A esta sección le sigue una zona de 600m con un efecto antropogénico fuerte, ya sea por el turismo local no controlado en la parte más alejada del manglar dentro de esta sección o por los desechos orgánicos bovinos (huesos de vacas) arrojados posiblemente por una carnicería y la evidente afloración de un alga. A esta región continúa una con un menor efecto antropogénico y con mayor variabilidad en la flora circundante y con variaciones en el tipo de suelo.

Para poder analizar la distribución de *Astianax aeneus* así como tomar otras mediciones, se utilizó una atarraya (red de pesca) marca Swordfish de 1,22 m de profundidad y malla de 1,27 cm. Se hicieron transectos continuos de 200 m aproximadamente, desde el manglar, hasta antes de la poza de la catarata. Cada transecto de 200 m se muestreó durante 30 min, en los cuales se analizó todas las pozas sin importar el tamaño. Se realizó un total de 14 transectos continuos y se nombraron de acuerdo a la distancia del centro del transecto al manglar, para un total de 2800 m analizados.

Los individuos se capturaban y retenían vivos durante los 30 min de muestreo, para luego de este tiempo medirles la longitud estándar con una regla plástica (0,5mm) a todos los individuos y el peso (g) con una balanza marca Pesola (300g) a los peces con un tamaño superior a los 45 mm. Se trató de ocasionar el menor daño posible y evitar la muerte a los individuos capturados que fueron devueltos al transecto de donde se recolectaron.

A la hora de analizar y caracterizar los sitios se tomaron algunas de las variables físico-químicas que podrían influir en la distribución de *Astianax*. Para cada transecto se obtuvo la profundidad de todas las pozas muestreadas así como la velocidad media (Km/h) de cada una con un flujómetro marca Global Water y datos de la salinidad (ppm) con un refractómetro. Se hicieron observaciones del tipo de sustrato, tomando en cuenta únicamente el tamaño de piedra, ya fuera pequeño o mediano, ya que para otras características, como hojarasca y arena fueron constantes a lo largo del riachuelo. También se tomó en cuenta la flora adyacente y la cobertura, en forma visual categorizándola en cerrado, semi y abierto. La variación altitudinal no se tomó en cuenta en cada sitio debido al bajo grado de la misma, menos de 100 m desde la parte más baja hasta la catarata.

En el análisis estadístico se aplicó un Chi-cuadrado para observar diferencias entre los sitios con respecto al número de individuos encontrados y una prueba G para estudiar la distribución de adultos y juveniles a lo largo de la quebrada. Además se realizó un análisis de variancia simple entre los sitios contra la longitud estándar y sitios contra peso. Se analizó la preferencia de sustrato, clasificándolo como piedra pequeña o mediana con una prueba de Chi-cuadrado y con la misma prueba se buscó diferencias en la preferencia de la cobertura por parte de los peces.

Resultados

En total se analizaron 240 individuos a los cuales se les hicieron las mediciones de tamaño y a únicamente 174 de estos, se les realizó las mediciones del peso.

Los sitios intermedios, 1300, 1500 y 1700, son los que tienen la mayor abundancia de individuos, mientras que los transectos más cercanos al manglar, el 100, 300, 500 y 700 tiene la menor (Fig 1, $\chi^2=78.90$, $gl=13$, $p<0.001$). La distribución por edad varía a lo largo de la quebrada, siendo los primeros 400 m, el sitio 700, 1100 y 1700 los más diferentes, en donde la proporción de juveniles aumenta considerablemente (Fig 1, $G=34.22$, $gl=13$, $p=0.001$).

Existe una relación entre las longitudes estándar y los sitios donde fueron capturados los peces, se puede observar una tendencia en los individuos a aumentar en longitud conforme se va aguas arriba, alejándose del manglar (Fig 2, $F=2.38$, $gl=13/226$, $p=0.005$). Esta relación puede observarse en menor grado en el peso, donde hay una tendencia en los individuos más pesados a estar aguas arriba (Fig 3, $F=1.58$, $gl=13/160$, $p=0.096$).

Se observó una tendencia de los individuos de mayor tamaño a preferir un sustrato pequeño, mientras los peces de menor tamaño prefieren el sustrato mediano sobre el pequeño, aunque la prueba no muestra diferencias significativas (Fig 4, $\chi^2= 3.34$ $gl=1$, $p=0.067$). Tampoco existe diferencias en la preferencia en la relación juveniles y adultos con respecto al nivel de cobertura (Fig 5, $\chi^2=0.34$, $gl=1$, $p=0.846$), aunque a nivel de población si se encontró diferencia en la preferencia de la cobertura, siendo el ambiente cerrado el de mayor número de individuos (Fig 5, $\chi^2=36.29$, $gl=2$, $p<0.001$).

Discusión

Los mecanismos de organización más comunes de las poblaciones son la limitación por recursos, variabilidad ambiental y la depredación (Grossman et al. 1998). Normalmente los depredadores van a dirigirse sobre los competidores principales (Meffe y Sheldon 1988) que en este caso sería *A. aeneus* por ser el de mayor abundancia, según el muestreo, como por su distribución. Esta depredación es una posible explicación a una distribución entre los juveniles y adultos, siendo los adultos más depredados o susceptibles a otras causas de muerte.

Esta distribución también se puede explicar por el nivel de cobertura, donde los sitios intermedios, con la mayor cantidad de individuos son sitios cerrados. Además, los primeros sitios, de los 0 a los 400 m con la mayor proporción de juveniles pero menor número de individuos totales, son sitios abiertos. Aunque *A. aeneus* se encuentra en temperaturas de los 20C a los 37C (Bussing 2002), los sitios cerrados son preferidos porque llegan a variar poco, según Kramer (1978 en Chapman y Kramer [1991]), en una quebrada pequeña en el bosque lluvioso en Panamá la temperatura varía apenas en 2.9C anualmente, mientras que en pozas expuestas directamente al sol puede llegar a variar de 13C a 18C por día. Esta estabilidad en los sitios cerrados los hace lugares preferidos, además que tienen una mayor cantidad de materia orgánica, ya sean flores, hojas o frutos que puedan ser utilizados como alimento por los peces en forma directa o indirecta (Vilella 2002). Por lo tanto, es de esperar una mayor competencia y abundancia en estos sitios, que además desplazaría a los individuos de menor tamaño a sitios abiertos, aunque en otros sitios abiertos no se mantuviera una proporción tal alta de juveniles como en las primeras secciones estudiadas.

Los primeros 400 m, son secciones de gran contaminación por desechos orgánicos posiblemente de carnicerías y donde hay un afloramiento excesivo de un alga. En primera instancia, dada el omnivorismo y flexibilidad alimenticia de estos peces se pensó que la abundancia en estos sitios iba a ser alta. Según Vilella et al. (2002), para muchas especies de *Astyanax*, la dieta es relativamente semejante a lo largo de un río, aunque hay algunas especies en que varía sutilmente dependiendo de la presencia de

ciertas algas o de algunos otros alimentos. La marcada escasez general de individuos y la baja proporción de adultos indica que esta contaminación y el afloramiento no son altamente aprovechables, incluso puede ser perjudicial y contribuye a las diferencias entre los sitios.

Para quebradas pequeñas, como la estudiada en el presente trabajo, el hábitat cambia rápidamente, de corrientes fuertes y bien oxigenadas, a pequeñas pozas estancadas con los cambios estacionales. Estos patrones afectan la heterogeneidad espacial y la habilidad de los organismos a responder a estas variaciones (Chapman y Kramer 1991). En el tiempo en que se realizó el estudio se observó una disminución en las lluvias que logró afectar en forma intermitente el nivel y la velocidad de corriente del agua, que a la vez tendría algún efecto en la dinámica de la población.

López (1978), reportó una migración masiva de esta sardina en varios ríos en Guanacaste, observando el movimiento de individuos dos semanas después de comenzada la época seca, lo que se ajusta a la época del muestreo realizado en el presente trabajo, también propone que la consecuencia de este desplazamiento se da por competencia por alimento debido a la reducción del hábitat acuático. Aunque no se observó un real comportamiento migratorio, el que se haya encontrado mayor número de individuos de mayor tamaño en las partes más altas del área muestreada, puede deberse a una migración de este tipo, donde los individuos se desplazan aguas arriba donde la reducción del hábitat es menor y la competencia por alimento disminuye, además pueden encontrar pozas permanentes como la existente bajo la catarata.

Además, la diversidad de peces conforme se aleja del mar disminuye (Meffe y Minklet 1987; Jowet et al.1996), por lo que los sitios aguas arriba van a ser preferidos por *A. aeneus*, ya que puede adquirir un mayor ámbito en lo que se refiere a competencia por alimento, espacio y depredación, que en zonas más cercanas al manglar, donde está compartiendo el sitio junto a otras especies de peces.

Según Bussing (2002), esta sardina forma cardúmenes sobre cualquier tipo de sustrato, esto fue evidente en todos los muestreos, pero se observó una tendencia a que juveniles se agrupen sobre un sustrato mediano mientras los adultos en uno de menor tamaño. Este comportamiento es posiblemente para minimizar la competencia en posibles zonas de forrajeo.

Se puede concluir que esta especie de sardina tiene una muy amplia distribución a lo largo de la quebrada, ocupando casi todos los micro-hábitats presentes, pero que esta distribución no es homogénea y son factores como la cobertura boscosa y variaciones en la temperatura importantes en la distribución poblacional. Esto sin dejar de lado otras variables, como las interacciones entre los individuos de las diferentes edades y entre especies, así como el tipo de suelo, contaminantes y otros que van a aportar en la selección de sitios.

Agradecimientos

Se le agradece a Eduardo Chacón (Lalo) por toda la ayuda a lo largo del proyecto, especialmente al final del curso en Golfito, como con la estadística en San Pedro. A Fede, por sus consejos en el campo, la estadística y la excelente logística en Golfito, así como a todos los compañeros, asistentes y profesores que de alguna manera colaboraron en la realización de este trabajo.

Bibliografía

- Bussing, W. 2002. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José. 468p.
- Chapman, L. y D. Kramer. 1991. Limnological observations of an intermittent tropical dry forest stream. *Hydrobiologia* 226: 153-166
- Espinosa, M. 2005. Efectos en la composición y estructura de peces desde la desembocadura hasta una catarata en uno de los afluentes del río La Cañaza. En: Curso Biología de Campo. Ed. Federico Bolaños. San Jose, Costa Rica. pp
- Grossman, D.; E. Robert; J. Ratajczak; M. Crowford y M. Freeman. 1998. Assemble organization in stream fishes: Effects of environment variation and interspecific interactions. *Ecological Monographs* 68(3): 395-420
- Jackson, D.; P. Pérez y J. Olden. 2001. What controls who is where in fresh water fish communities – the role of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 58: 157-170
- Jowet, I.; J. Richardson y R. McDowall. 1996. Relative effects of in-stream habitat and land use on fish distribution in tributaries of the Gray River, New Zeland. *New Zeland Journal of Marine and Freshwater Research* 30: 463-475
- López, M. 1978. Migración de la sardina *Astyanax fasciatus* (Characidae) en el río tempisque, Guanacaste, Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 26(1): 261-275
- Meffe, G. y W. Minklet. 1987. Persistence and stability of fish and invertebrates assemblages in a repeatedly disturbed Sonoran Desert stream. *American Midland Naturalist* 117: 177-191
- Meffe, G. y A. Sheldon. 1988. The influence of habitat structured on fish assemblage distribution in South-Eastern blackwater streams. *American Midland Naturalist* 120: 225-239
- Peterson, J. y C. Rabeni. 1996. Natural thermal refugia for temperate warmwater stream fish. *North American Journal of Fisheries Management* 16: 738-746
- Schlosser, I. 1991. Stream fish ecology: a landscape perspective. *BioScience* 41: 704-712
- Vilella, F.; F. Becker y M. Hartz. 2002. Diet of *Astyanax* species (Teleostedi, Characidae) in an Atlantic Forest river in Souther Brazil. *Brazilian archives of Biology and Technology* 45(2): 223-232

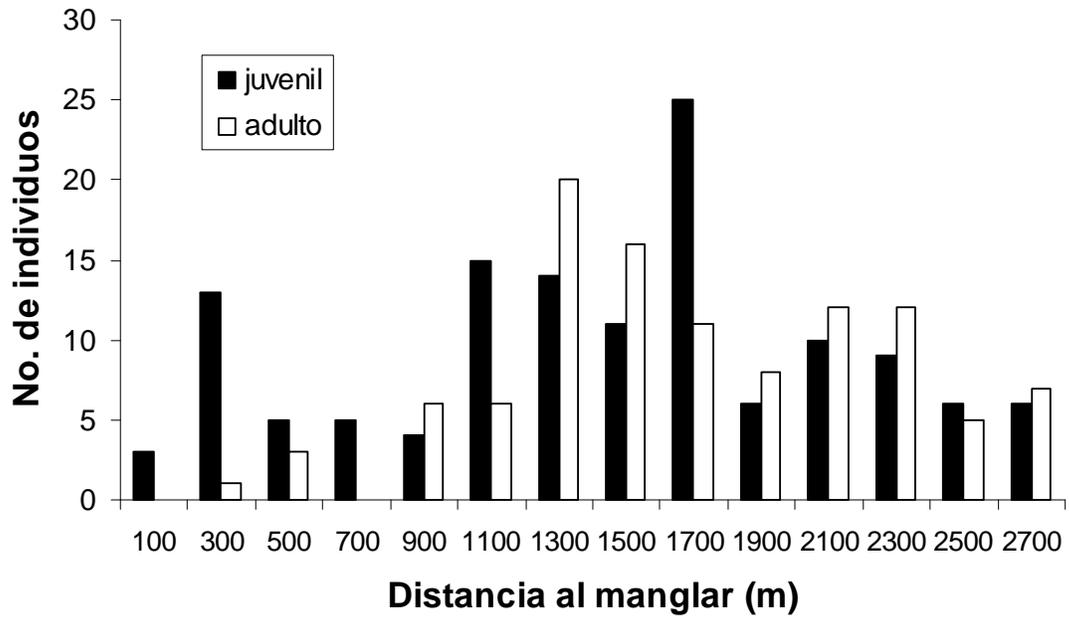


Fig. 1: Número de individuos de *A. aeneus* en cada transecto por estadio de edad

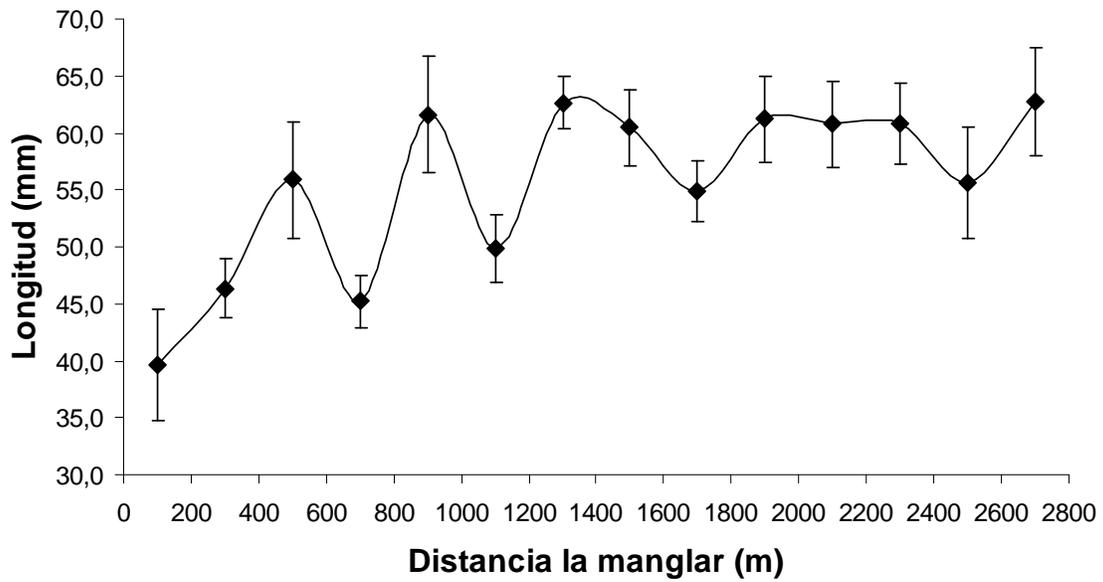


Fig. 2: Promedio (\pm error std.) de las longitudes (mm) de *A. aeneus* por transecto

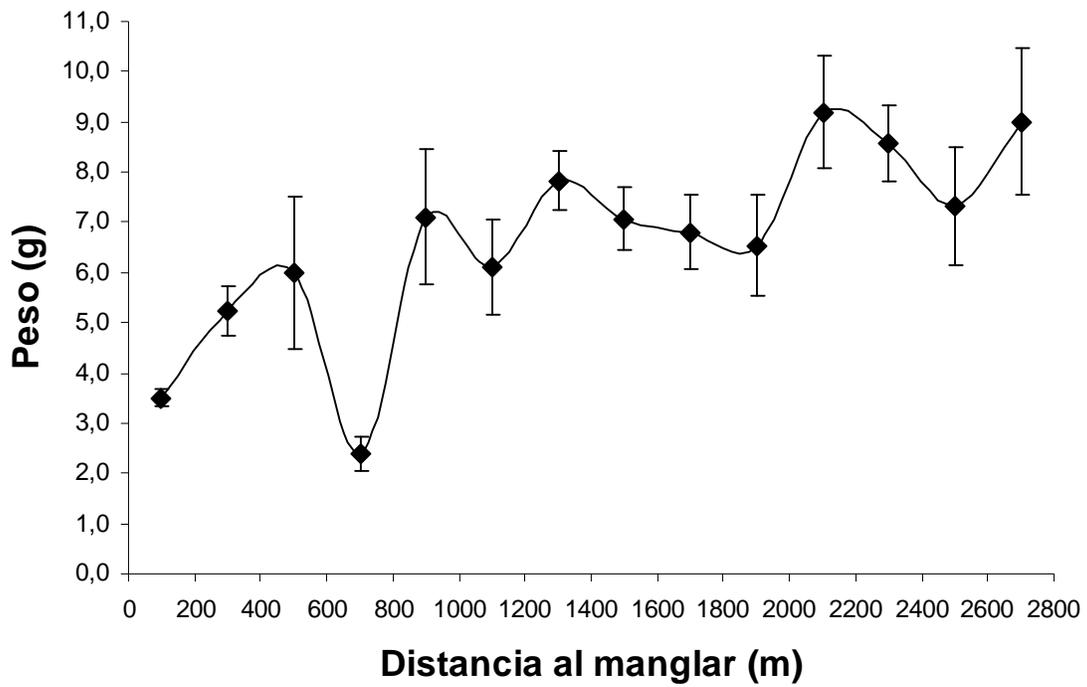


Fig. 3: Promedio (\pm error std) de los pesos (g) de *A. aeneus* por transecto

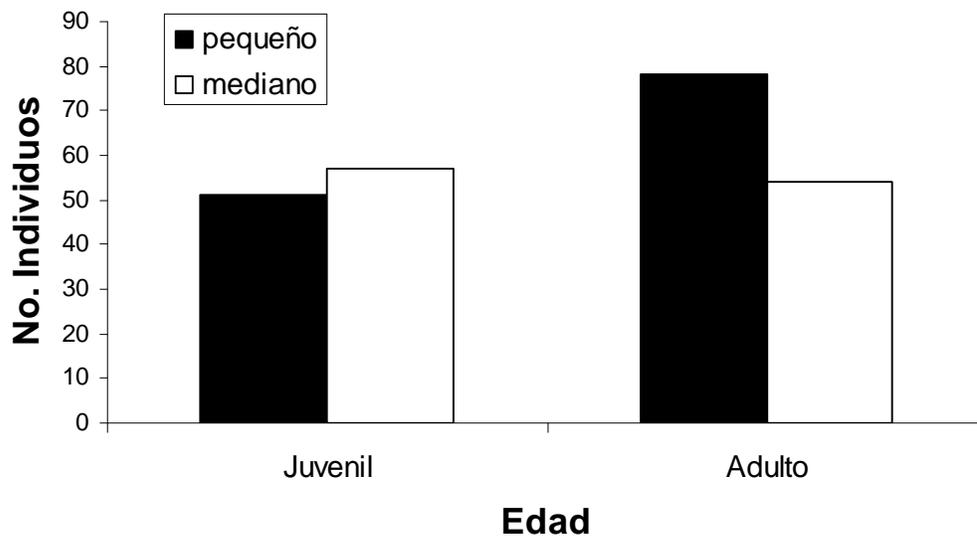


Fig. 4. Preferencia en el tamaño de piedra del sustrato para *A. aeneus* en una quebrada

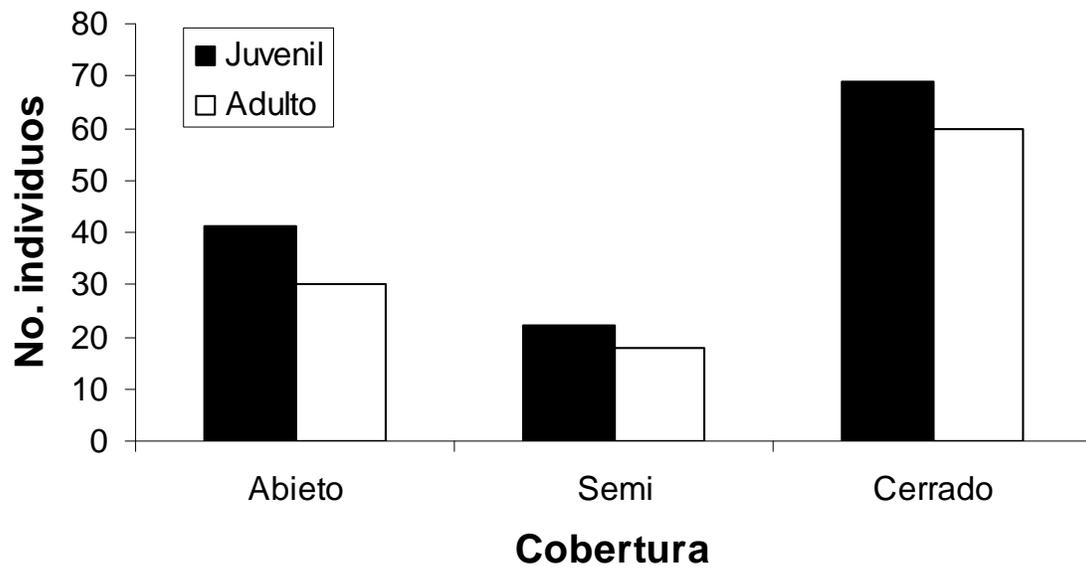


Fig. 5. Preferencia en el nivel de cobertura para *A. aeneus* en una quebrada

Efecto de factores bióticos y abióticos en la selección de pozas por renacuajos de *Smilisca sordida* y *Rhinella marina*

Fernando A. Villanea

El fenómeno de la competencia está entre los más importantes en el pensamiento evolutivo, y aun así persiste como el más difícil de documentar. Esto es competencia definido como el proceso en el que varios organismos buscan un recurso común insuficiente para todos; pero por supuesto debe ser demostrado que la presencia de un individuo afecta negativamente el desempeño de otros (DeBenedictis 1974).

Este fenómeno es aun más difícil de documentar en organismos con ciclos de vida complejos y cambios de nicho complejos durante la ontogenia como son los anfibios, pero es generalmente aceptado que el traslape de nicho es un prerrequisito para la competencia (Griffiths et al. 1991).

Los renacuajos han sido utilizados como modelo para estudiar plasticidad y adaptación inducida por ambiente por su amplio rango de respuesta y consistencia a presiones de competencia y depredación (Semlitsch y Reyer 1992; Relyea y Auld 2005). De hecho, las presiones de competencia no se limitan solo a recursos limitados, aun especies con estrategias para lidiar con competidores como de desplazamiento de caracteres sufren cargas adicionales como mayor número de parásitos y retraso en el desarrollo, en presencia de otras especies (Steinwascher 1978, 1979).

Por ejemplo cuando *Epidalea calamita* se encuentra en las mismas pozas que *Rana temporaria*; *R. temporaria* inhibe el crecimiento de *E. calamita* para aumentar el desfase de nicho ecológico creciendo más rápido y disminuyendo la competencia (Griffiths et al. 1991; 1993). Aun así, es posible para dos especies ocupar el mismo nicho y comportarse como equivalentes ecológicos como es el caso de los renacuajos de *Lithobates pipiens* y *Lithobates sylvaticus* (DeBenedictis 1974).

En las quebradas de Golfito, es común encontrar renacuajos de *Smilisca sordida* y *Rhinella marina* frecuentemente en los mismos cuerpos de agua. Aunque exista un traslape físico entre los renacuajos de ambas especies estas no son bases suficientes para asumir que la presencia de una tiene un efecto sobre el desempeño de la otra.

Ambas especies son nativas de la región por lo que es natural asumir que ambas pudieron haber desarrollado estrategias para lidiar con competencia entre si y con estas adaptaciones evitar un traslape entre sus respectivos nichos. Sin embargo también es posible que tales adaptaciones no sean posibles en presencia de uno o varios recursos escasos. *S. sordida* por ejemplo tiene larvas adaptadas a vivir en ambientes lóticos como discos orales de gran tamaño; capaces de mantener al renacuajo unido establemente a rocas y una cola larga con aletas que se extienden hasta la cabeza para mejor capacidad de natación, a diferencia de *R. marina* que presenta discos, aletas y cola mas pequeñas (McDiarmid y Altig 1999; Savage 2002). Concordantemente se ha reportado que los adultos de *S. sordida* colocan sus huevos en pozas poco profundas de aguas claras y corriente (Malone 2004; Malone 2006). En *R. marina* por otro lado, se ha reportado que los adultos colocan sus huevos en cualquier cuerpo de agua léntico o lótico con poca cobertura boscosa (Savage 2002) aunque la especie ha demostrado una maravillosa flexibilidad para utilizar cualquier cuerpo de agua a su disposición (Lampo y de Leo 1998).

El objetivo de este trabajo es cuantificar si en las pozas utilizadas por estas especies hay preferencia por condiciones ambientales particulares y aversión por

presencia de renacuajos de la otra especie como evidencia de un efecto negativo sobre el desempeño.

Materiales y Métodos

Se buscaron 40 pozas con presencia de alguna o ambas especies de renacuajos a lo largo de la quebrada La Cañaza, Golfito entre las coordenadas N8 39.648 W83 11.459 y N8 39.084 W83 10.910. Una vez localizados los renacuajos se colocó una cuadrícula de 50cm² dividida en 16 subcuadrículas y se contaron los renacuajos de cada especie en cada subcuadrícula. Cada especie fue identificada en el campo utilizando una lupa de 10x como *Smilisca sordida* y *Rhinella marina* (Savage 2002), utilizando la clave de Segura (2007) se descartó que los últimos pertenecieran a *Ollotis aucoinae* según la coloración de la aleta dorsal. Para disminuir la duda de si los renacuajos pertenecían a la misma cohorte o no se agruparon en tres categorías de tamaño y desarrollo y se asignó cada una a una cohorte. Para efectos de los cálculos cada categoría se utilizó como una cohorte que corresponde a la preferencia de poza de 0, 1, 2 y 3 adultos.

Una vez contados los renacuajos se cuantificaron las variables ambientales; la corriente se tomó como la razón del tiempo en el que cruzó una bola de estereofón cuatro subcuadrículas cualquiera de la cuadrícula entre un largo aproximado de 0.5m. Adicionalmente se contaron cuantas subcuadrículas correspondían a tres categorías de sustrato de acuerdo al tamaño del grano: (1) arena/arcilla, (2) guijarros en matriz de arena y (3) rocas, para obtener porcentajes; con los cuales se categorizó la fineza de grano en 4 categorías (“Muy pequeño”=75% o más de Arena, “Pequeño”=75% a 50% de Arena, “Mediano”=100% a 50% de Guijarros, “Grande”=75% o más de Roca). Finalmente se tomó la cobertura boscosa a cuatro puntos sobre la poza.

Se realizó un análisis de varianza entre el número de cohortes presente de cada especie (representando la preferencia de cero, uno o más adultos), la corriente y cobertura como covariables y la fineza de grano como factor para determinar si hay preferencia de poza según estos factores. Luego se formó una tabla de contingencia a dos factores para la presencia ausencia de una o dos especies y se probó la tendencia en la distribución con una prueba exacta de Fisher y una Phi de Kramer y adicionalmente un chi ajustado de Yates entre numero de pozas por especie. La distribución de individuos en la cuadrícula se midió utilizando el coeficiente de dispersión por especie y total y se calcularon los límites de confianza con el método de Jackknife para determinar cual especie afecta más la tendencia total.

Resultados

Ni la fineza de grano (Fig 1), la cobertura boscosa (Fig 2) o la corriente (Fig 3) parecen tener un efecto en la selección de pozas según el análisis de varianza (Cuadro 1). La distribución de las especies entre pozas presenta una tendencia a no asociarse (Cuadro 2); la prueba exacta de Fisher resultó significativa ($p=0.01$) con un valor de -0.566 para la Phi de Kramer y el chi ajustado de Yates (Fig 4) también resulto significativo ($p=0.04$). Entre especies, se observa una distribución agregada de renacuajos para *Rhinella*, *Smilisca* y ambos aunque el coeficiente de dispersión es mayor para *Rhinella* (Fig 5).

Discusión

Entre todas las pozas estudiadas la variación de los factores abióticos estudiados (cobertura corriente y fineza de grano) no parece determinar preferencia por adultos en ninguna especie. Esto se ajusta mejor a un escenario donde todas estas pozas son igual de favorables para ambas especies y ambas son equivalentes ecológicos (DeBenedictis

1974). Contrariamente la distribución de las especies entre pozas presenta una tendencia a no asociarse; una especie prefiere colocar sus huevos donde no se encuentra la otra especie o los renacuajos están moviéndose hacia pozas inhabitadas. La preferencia de ambas especies por los mismos factores abióticos junto con la aversión a estar en presencia de la otra especie es evidencia de el efecto negativo de una especie en la otra (DeBenedictis 1974; Steinwascher 1979).

Entre especies, se observa una distribución agregada de renacuajos aun en presencia de distintas cohortes y distintas especies; señalando un efecto beneficioso en este comportamiento, probablemente por seguridad contra depredadores, aunque otras opciones no deben ser descartadas. Por ejemplo se ha encontrado que *Ollotis aucoinae* forma agrupaciones diferentes entre día y noche y se ha demostrado que hay selección de parentela en renacuajos de *Rana cascadae* lo que indica que la estructura de cohortes en una poza tiene efectos importantes sobre el desarrollo de los individuos (Hokit y Blaustein 1997; Segura 2007).

Sin embargo no se puede negar que los datos presentes no sean suficientes para medir preferencia por especie a mayor resolución. Es posible que la falta de preferencia observada se deba a una alta densidad poblacional en esta quebrada en particular; donde individuos de mayor valor adaptativo estén colocando sus huevos en las pozas óptimas y subsecuentes individuos estén colocando sus huevos en pozas subóptimas.

También es muy posible que la falta de preferencia y altos números observados en *R. marina* sean consecuencia de tener individuos de *Ollotis aucoinae* mezclados en la población de estudio. Sin embargo no se identificaron individuos de esta especie ni en el campo ni entre los individuos recolectados según el criterio de Segura (2007) aunque es posible que este criterio sea muy estricto y subestime la variabilidad y plasticidad de ambas especies, haciéndolas indistinguibles en el campo.

Como conclusión, no hay duda que ambas especies prefieran condiciones ambientales optimas, por lo menos al nivel de ausencia de la otra especie, pero este estudio no cuenta con los resultados para medir hasta que punto el colocar los huevos en estas poza con presencia de la otra especie afectan el desempeño de las larvas y por lo tanto no hay evidencia que apoye directamente el efecto negativo de una especie sobre la otra.

Agradecimientos

A Sofia Rodríguez por ayudar a desarrollar el marco teórico, captura e identificación de renacuajos, a Gisella Fernández por proveer la unidad de GPS y a Federico Bolaños, Gerardo Chávez y Eduardo Chacón por colaborar con el análisis estadístico.

Bibliografía

- DeBenedictis, P. A. 1974. Interspecific competition between tadpoles of *Rana pipiens* and *Rana sylvatica*: An experimental field study. *Ecological Monographs* 44(2): 129-151.
- Griffiths, R. A., P. W. Edgar y A. L. C. Wong. 1991. Interspecific competition in tadpoles: Growth inhibition and growth retrieval in natterjack toads, *Bufo calamita*. *Journal of Animal Ecology* 60(3): 1065-1076.
- Griffiths, R. A., J. Denton y A. L. C. Wong. 1993. The effect of food level on competition in tadpoles: Interference mediated by Protothecan algae? *Journal of Animal Ecology* 62(2): 274-279.

- Hokit, D. G. y A. R. Blaustein. 1997. The effects of kinship on interactions between tadpoles of *Rana Cascadae*. *Ecology* 78(6): 1722-1735.
- Lampo, M. y G. A. de Leo. 1998. The invasion ecology of the toad *Bufo marinus*: From South America to Australia. *Ecological Applications* 8(2): 388-396.
- Malone, J. H. 2004. Reproduction in three species of *Smilisca* from Costa Rica. *Journal of Herpetology* 38(1): 27-35.
- Malone, J. H. 2006. Ecology of the basin construction reproductive mode in *Smilisca sordida* (Anura: Hylidae). *Journal of Herpetology* 40(2): 230-239.
- McDiarmid, R. W. y R. Altig. 1999. Tadpoles: the biology of anuran larvae. Chicago, The University of Chicago Press.
- Relyea, R. A. y J. R. Auld. 2005. Predator- and competitor-induced plasticity: How changes in foraging morphology affect phenotypic trade-offs. *Ecology* 86(7): 1723-1729.
- Savage, J. M. 2002. The Amphibians and Reptiles of Costa Rica. Chicago, University of Chicago Press.
- Segura, S. 2007. Algunos aspectos reproductivos y ecológicos, con la descripción del desarrollo de huevo y larva, del sapo *Ollotis aucoinae* (bufonidae) en un sitio reproductivo. Escuela de Biología. San José, Universidad de Costa Rica. Tesis de Maestría: 50.
- Semlitsch, R. D. y H.-U. Reyer. 1992. Modification of anti-predator behaviour in tadpoles by environmental conditioning. *Journal of Animal Ecology* 61(2): 353-360.
- Steinwascher, K. 1978. Interference and exploitation competition among tadpoles of *Rana Utricularia*. *Ecology* 59(5): 1039-1046.
- Steinwascher, K. 1979. Competitive interactions among tadpoles: Responses to resource level. *Ecology* 60(6): 1172-1183.

Cuadro 1: análisis de varianza entre número de cohortes de *Rhinella* y *Smilisca* y cobertura boscosa, corriente, fineza de grano y entre sí.

	G.L.	F	p
Cobertura	1	0.011	0.843
Corriente	1	3.182	0.085
Grano	3	0.275	0.916
Especie	1	6.638	0.015
Error	29		

Cuadro 2: Tabla de contingencia a dos factores para la presencia ausencia de *Rhinella marina* y *Smilisca sordida*.

		<i>Rhinella</i>		
		Ausencia	Presencia	Total
<i>Smilisca</i>	Ausencia	0	21	9
	Presencia	9	10	31
	Total	21	19	40

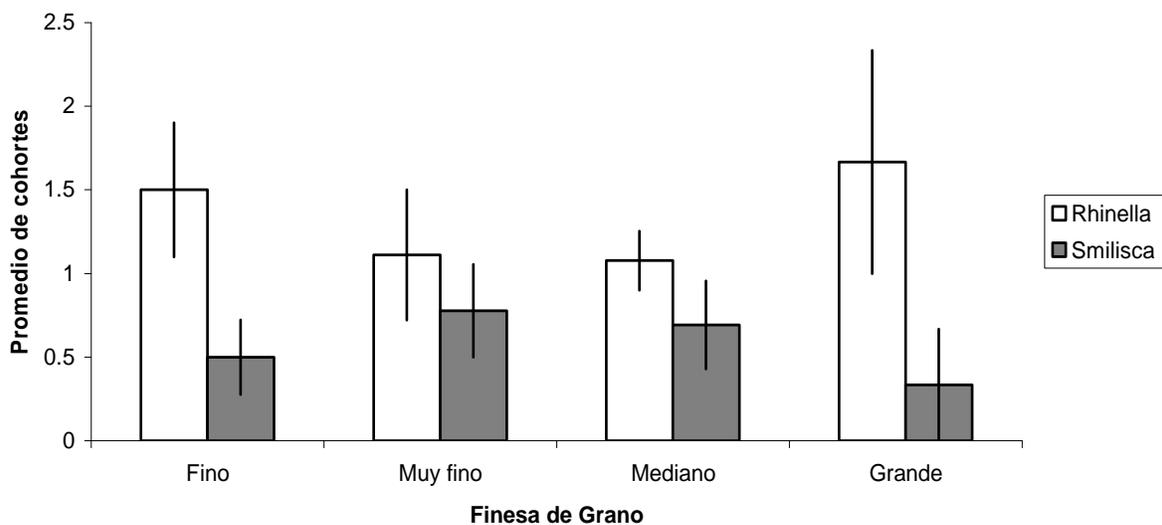


Fig. 1: Promedio y desviación estándar de número de cohortes por fineza de grano para ambas especies.

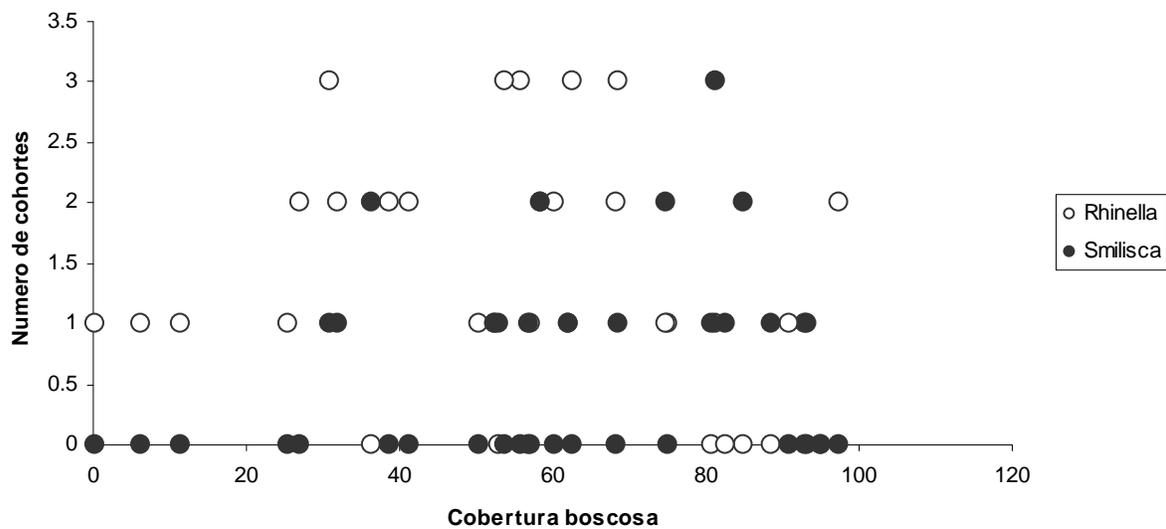


Fig. 2: Número de cohortes de *Rhinella marina* y *Smilisca sordida* según cobertura boscosa.

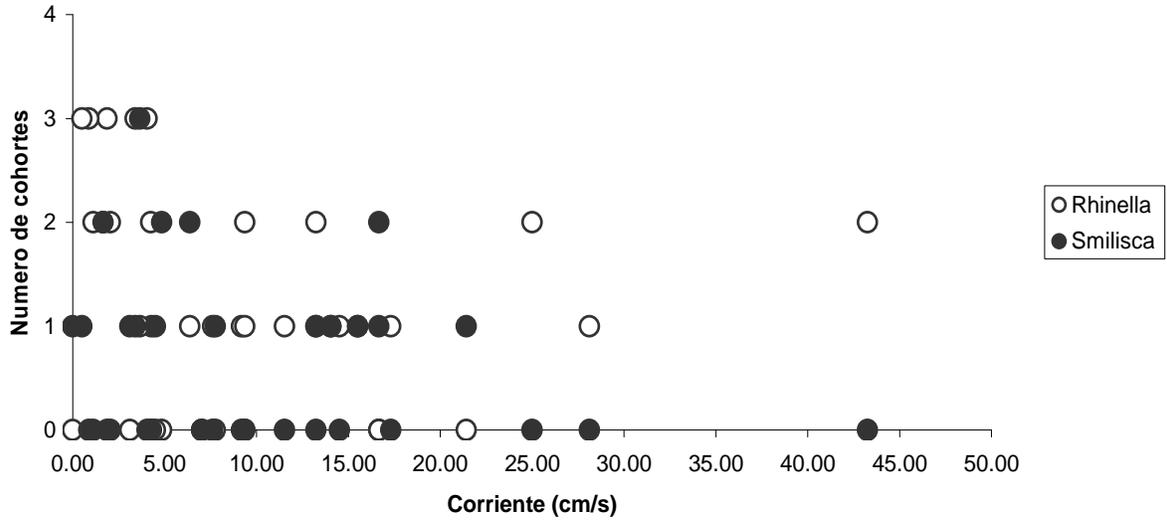


Fig. 3: Número de cohortes de *Rhinella marina* y *Smilisca sordida* según corriente en cm/s

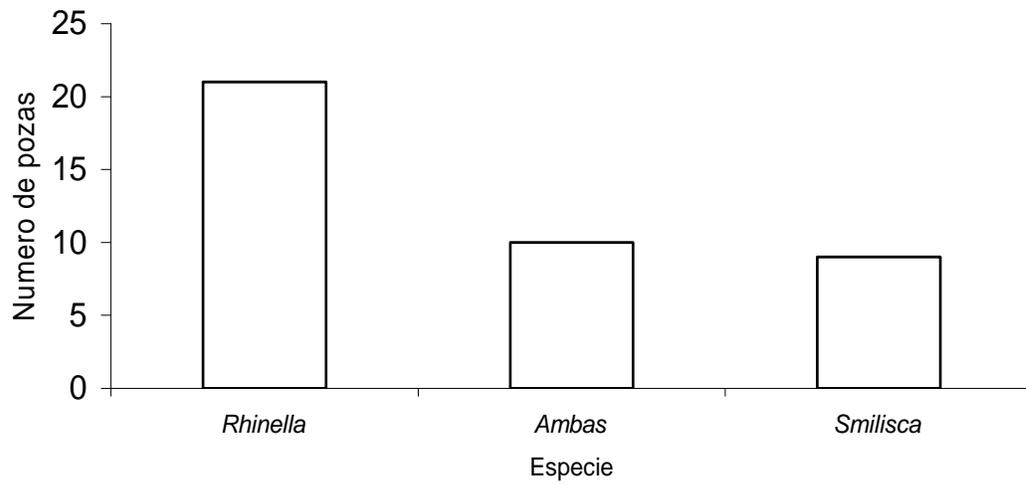


Fig. 4: Numero de pozas ocupadas por especie.

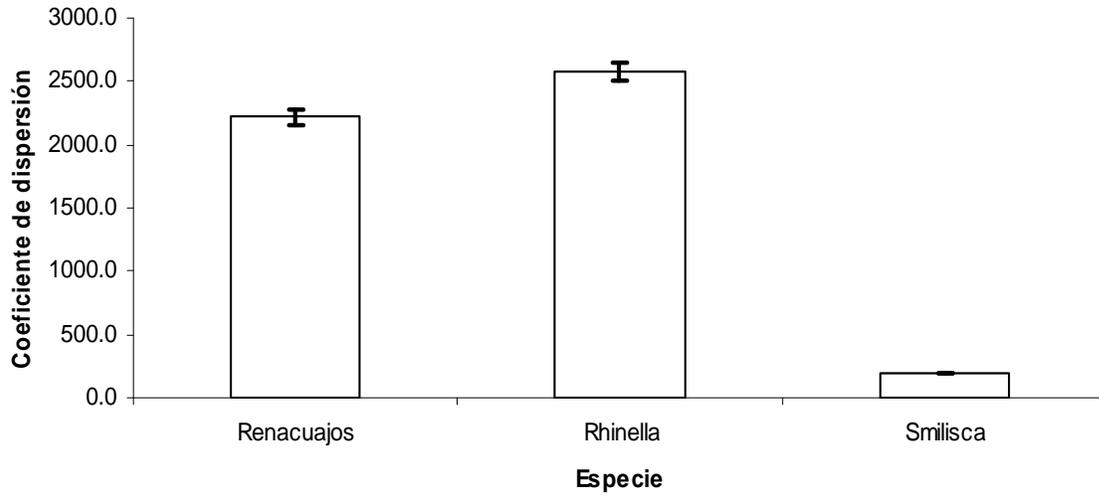


Fig. 5: Coeficiente de dispersión con límites de confianza (95%) para cada especie y ambas especies juntas.

Influencia del tamaño en el canto *Smilisca sordida* y reconocimiento de individuos según patrón de coloración dorsal

Edwin Gómez-Méndez

Smilisca sordida es una rana arborícola donde los machos tienen un tamaño estándar de 32 a 54 mm y las hembras de 56 a 64 mm (Savage 2002), durante el día se encuentra en el revés de las hojas de los árboles y al caer la noche bajan al río para su reproducción, el movilizarse al río puede significar un desplazamiento importante, por lo que volver al mismo sitio cada día representaría además de los peligros mencionados, un cierto uso de memoria. La mantención de un territorio, si bien puede hacer al macho más atractivo para las hembras, presenta también algunos inconvenientes, por ejemplo el gasto energético de mantenerlo, y el peligro de la depredación, pues al estar en un mismo sitio por largo tiempo podría convertirlo en una presa fácil, en el caso de los anuros que se reproducen en las orillas de los ríos las serpientes, como *Bothrops asper* son un peligro constante, además que el permanecer cantando puede también convertirlo en víctimas de murciélagos como *Trachops cirrhosus* (Chaves 1995).

S. sordida es una especie con coloración muy variable y difícil de identificar, puede ser de color gris, café verdoso, café rojizo o gris con manchas oscuras, algunas de ellas verde oscuro; en algunos ejemplares hay manchas oscuras con forma de bandas transversales (Savage 2002). La técnica de identificación de individuos por medio de la coloración o patrón de manchas se ha usado significativamente en animales como ballenas, delfines, algunas especies de felinos como jaguares, cauceles y leopardos. En anuros esta técnica se ha usado para identificar individuos de *Dendrobates auratus* e *Hyla regilla* (Gerhardt *et al.* 2000).

Los machos de *S. sordida* suelen cantar desde rocas o bancos de grava y algunos perchan sobre vegetación pequeña aledaña a los arroyos (Duellman 1970). La función primordial del canto es la de atraer hembras (Bolaños 1990). Además de cumplir las funciones de aislamiento interespecífico y demarcación de los territorios (Schjøtz 1973). El canto más familiar en los anuros es el denominado llamado de advertencia, el cual es considerado como un llamado con función de apareamiento o de territorialidad (Pough *et al.* 1998).

Los machos de *S. sordida* forman coros con sus vecinos cercanos y es usual que los cantos sigan un efecto dominó a lo largo del arroyo lo que significa que cuando un macho empieza a cantar los demás machos cercanos lo hacen también. La llamada grupal es repetida en intervalos de 20 seg. a varios min., y cada canto tiene una duración de 180 a 450 milisegundos y tiene dos frecuencias de alrededor de 1.20 y 2.70 kHz (Savage 2002). El tamaño corporal es una variable que afecta directamente al canto de los individuos, esto debido a que al aumentar de tamaño también aumenta el tamaño de las cuerdas vocales, los cartílagos y la caja de resonancia (Gerhardt *et al.* 2000).

Los objetivos de este trabajo son observar la relación que existe entre el tamaño del individuo con las variables del canto, y ver que tan eficaz es usar como técnica de identificación de individuos el patrón de manchas dorsales y ver el movimiento de individuos recapturados a través de la quebrada utilizando esta técnica.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó entre el 19 de enero y el 4 de febrero del año 2008 en la quebrada La Cañaza, Golfito, Puntarenas. Para observar el desplazamiento de individuos se trabajó en cuatro playones del río con una distancia de un playón con el playón

siguiente de aproximadamente 5 m, los muestreos se realizaron durante la noche, se caminó por los playones capturando los individuos encontrados, a cada individuo se le midió con una regla la longitud hocico-ano (al mm más cercano) y se le tomaron varias fotografías dorsales para la posterior observación de su patrón de manchas, como apoyo a las fotografías también se dibujaron los patrones de cada rana. Para el análisis de los patrones de mancha de cada rana se utilizó el programa Image tool. Se realizaron pruebas de ANDEVA para ver si existe diferencia entre playones en cuanto a la longitud de los individuos encontrados, al área total del dorso que se encuentra manchada y a la cantidad de manchas que tiene cada individuo, y se realizó una regresión lineal para observar si existe relación entre la cantidad de manchas por individuo y el área total del dorso que se encuentra manchada.

La grabación de los cantos se realizó con una grabadora Marantz y con un micrófono unidireccional, a cada macho que se le grabó el canto se le tomó la longitud hocico-ano, estos cantos se analizaron con el programa de bioacústica Raven. Las características de las vocalizaciones estudiadas fueron: frecuencia dominante (equivalente a la frecuencia con mayor energía), la frecuencia más alta, la frecuencia más baja y la duración de los llamados.

Se realizó un análisis de varianza multivariado MANOVA para ver si los individuos difieren entre sí en cuanto a cada una de las características de las vocalizaciones. También se realizó una Correlación Canónica para la relación del tamaño con cada una de las características de las vocalizaciones.

Resultados

Se capturaron 70 individuos de los cuales se vieron 8 recapturas, aunque si se observó gran movilización por parte de algunos individuos (Cuadro 1), estos son pocos datos si se compara con el trabajo realizado en 1998 donde se utilizó el corte de dedos como técnica de marcaje (Fig. 1). En cuanto a los individuos recapturados estos mostraron algunas diferencias en cuanto al área total manchada del dorso comparándolo con la primera vez que fueron capturados (Cuadro 2).

Se encontraron diferencias entre los playones en cuanto a la longitud de los individuos ($F=6.53$; $gl=3/348$; $p<0.010$), donde las diferencias se dan entre el playón 4 que tuvo los individuos de mayor tamaño con el playón 1 (Tukey $p=0.003$), con el 2 (Tukey $p=0.001$) y con el 3 (Tukey $p=0.011$) (Fig. 2). También se encontraron diferencias entre playones en base a la cantidad de manchas por individuos ($F=16.41$; $gl=3/60$; $p<0.001$) las diferencias se dan entre el playón 1 con el 3 ($p<0.001$) y con el 4 ($p=0.002$), y entre el playón 2 con el 3 ($p<0.001$) y con el 4 ($p<0.001$) (Fig. 3). Se encontró relación entre la cantidad de manchas y el área total manchada ($F=4.46$; $gl=1$; $p<0.039$) (Fig. 4).

Con respecto a las características del canto se encontraron diferencias entre individuos en su duración ($F=7.358$, $gl=14/99$, $p<0.001$) (Fig. 5), en la alta frecuencia ($F=770.454$, $gl=14/99$, $p<0.001$) (Fig. 6), en la baja frecuencia ($F=77.288$, $gl=14/99$, $p<0.001$) (Fig. 7) y en la frecuencia dominante ($F=171.658$, $gl=14/99$, $p<0.001$) (Fig. 8). Pero no se encontraron relaciones significativas entre la longitud hocico-ano y la duración del canto ($F=1.782$, $gl=1/12$, $p=0.207$) (Fig. 9), la alta frecuencia ($F=0.335$, $gl=1/12$, $p=0.573$) (Fig. 10), la baja frecuencia ($F=0.917$, $gl=1/12$, $p=0.357$) (Fig. 11) y la frecuencia dominante ($F=0.019$, $gl=1/12$, $p=0.894$) (Fig. 12).

Discusión

Como se vio algunos individuos se movieron bastante a través de los playones, esto pudo deberse como criterio personal a que estas ranas usan el agua como ruta de

escape la corriente pudo arrastrar a estos individuos hacia otro playón donde fue capturado, o bien pudo deberse a que estos machos que se movieron mucho tienen un estilo de machos satélite por lo que se mueven mucho. Se puede decir que la técnica utilizada para identificar los individuos no es una técnica confiable ya que no se ha confirmado adecuadamente si esta especie tiene cambios drásticos en sus patrones de manchas, lo que ocurre con otras especies como *Hyla regilla* que sus manchas se expanden estacionalmente y con la edad (Resnick & Jameson 1963), por lo que esto pudo afectar a la hora de determinar las recapturas.

S. sordida es una especie muy variable y difícil de identificar, además como ocurrió varias veces con las recapturas estas habían cambiado en cierta forma sus patrones de manchas, esto tal vez por que no hubieran tomado completamente su coloración nocturna, esto también pudo haber influenciado en la identificación de individuos. Además según Méndez (1997) para este tipo de estudios es necesario tomar en cuenta muestreos con mayor cantidad de individuos, así como observaciones más prolongadas en el tiempo.

Con respecto a que los playones 3 y 4 tuvieran individuos con mayor cantidad de manchas y fueran similares entre sí igual que los playones 1 y 2, es posible que los individuos que habitan un playón tengan algún parentesco familiar por lo que su patrón podría ser en cierta forma similar aunque esto no se vio claramente, también se ha visto en *Hyla regilla* la frecuencia de la coloración varía geográficamente (Resnick & Jameson 1963). La relación negativa existente entre la cantidad de manchas y el área total manchada se puede explicar de manera que entre mayor cantidad de manchas estas deberán ser más pequeñas y tener cierto espacio de separación, algo que no tendría una sola mancha que ocuparía mayor cantidad de espacio. *S. sordida* presenta varias características que indican que esta especie, puede tener un sistema reproductivo en forma de lek (Emlen 1976). En las formaciones de lek, los machos grandes ocupan las mejores posiciones, por lo que presentan poco movimiento, mientras tanto los machos pequeños ocupan posiciones satélites, las cuales cambian constantemente por lo que se mueven más (Beehler y Foster 1988) por lo que es probable que el playón 4 tuviera características más apropiadas para el éxito reproductivo por lo que son los machos de mayor tamaño que dominan este sitio y que ahí se dieron la mayoría de las recapturas, además en este sitio se encontraron dos de tres amplexos que se observaron durante la investigación.

Es normal que los individuos tengan entre sí cierta diferencia en la duración del canto, la frecuencia alta, la frecuencia baja y la máxima frecuencia, esto podría ser justificado como una estrategia de los machos para evitar la sobreposición y la interferencia acústica de sus cantos (Schwartz & Well, 1985).

Con respecto a la duración del canto relacionada con el tamaño del individuo se esperaría que los machos más grandes tengan cantos más largos, y se sabe que hembras de una especie similar *Hyla versicolor* tienen preferencia hacia los machos que tienen cantos más largos (Gerhardt *et al.* 2000). Se esperaría también que los machos más grandes tuvieran frecuencias más bajas o sea cantos más graves, la posible razón a esta relación se puede atribuir a un incremento en las cuerdas vocales, los cartílagos y la caja de resonancia, que en los animales de mayor tamaño produce sonidos más graves y con una frecuencia más baja (Bradbury, 1998), es muy posible que estos resultados no se hayan presentado debido a un error a la hora de analizar los cantos con el Raven.

Otra de las características vocales, que tuvo poca variación entre individuos fue la frecuencia dominante. Esto se puede esperar, ya que la frecuencia de emisión de un sonido está en relación con la vibración de las cuerdas vocales, los cartílagos asociados y el tamaño del saco vocal (Pough *et al.*, 1998), los cuales no generan grandes diferencias

acústicas para animales de una misma especie con un tamaño corporal semejante, aunque sí en especies diferentes.

Agradecimientos

A Federico Bolaños, Sofía Rodríguez, Juan Moreira, Javier Gómez, Sebastián de la Osa y José Salazar

Bibliografía

- Bolaños, F. 1990. Actividad de canto y territorialidad en *Dendrobates granuliferus*. Taylor 1958, Costa Rica. Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica. 46 pp.
- Beehler, B & M. Foster. 1988. Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems. *American Naturalist* 131 (2):203-219.
- Chávez, G. 1995. Patrones de canto y distribución de *Smilisca sordida* (Anura, Hylidae). En Bolaños, F. y D. Briceño (Ed). Curso de Biología de Campo. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología. Costa Rica. 138-142 pp.
- Duellman, W. 1970. The hylid frogs of middle America. Vol 1 y 11. Museum of Natural History. University of Kansas, USA. 753 pp.
- Emlen, S. 1976. Lek Organization and mating strategies in the bullfrog. *Behavioral, Ecology and Sociobiology* 1:283-313.
- Gerhardt, C., S. Tanner, C. Corrigan & H. Walton. 2000. Female preference functions based on call duration in the gray tree frog (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology* 11 (6):663-669 pp.
- Méndez, M. 1997. Análisis del comportamiento y actividad de canto de *Colostethus flotator* (Dendrobatidae) en la quebrada La Gamba. Curso de Biología de Campo. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología. Costa Rica. 47-51 pp.
- Pough, F.H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. savitzky & K. D. Well. 1998. Herpetology. Prentice Hall. New Jersey.
- Resnick, L. & D. Jamenson. 1963. Color polymorphism in pacific tree frogs, *Science* 142 (3595):1081-1083 pp.
- Savage, J. 2002. The Amphibians and reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between Two Continents, between Two Seas The University of Chicago Press. Chicago. USA. 934 pp.
- Schiøtz, A. 1973. Evolution of anuran mating calls. Ecological aspects. En: Evolutionary biology of anurans. J. L. Vial (Ed). University of Missouri Press. USA. 311-319 pp.
- Schwartz, J., & K. D. Wells. 1985. Intra-and interspecific vocal behavior of the neotropical treefrog *Hyla microcephala*. *Copeia* 1985: 27-28.

Cuadro 1. Longitud de los individuos recapturados en los diferentes playones muestreados

Longitud hocico-ano (mm)	Playón de captura	Playón de recaptura	Días de haberse capturado
40	1	1	1
41	1	4	5
41	2	1	14
41	3	3	5
40	3	2	3
43	4	4	2
44	4	4	2
40	2	2	6

Cuadro 2. Diferencias en área (mm²) manchada del dorso en los individuos capturados y cuando fueron recapturados

Captura	Recaptura
97,93	79,47
144,54	108,67
96,84	66
80,73	80,47
92,1	57,66
83,8	90,16
135,17	104,55
74,95	85,52

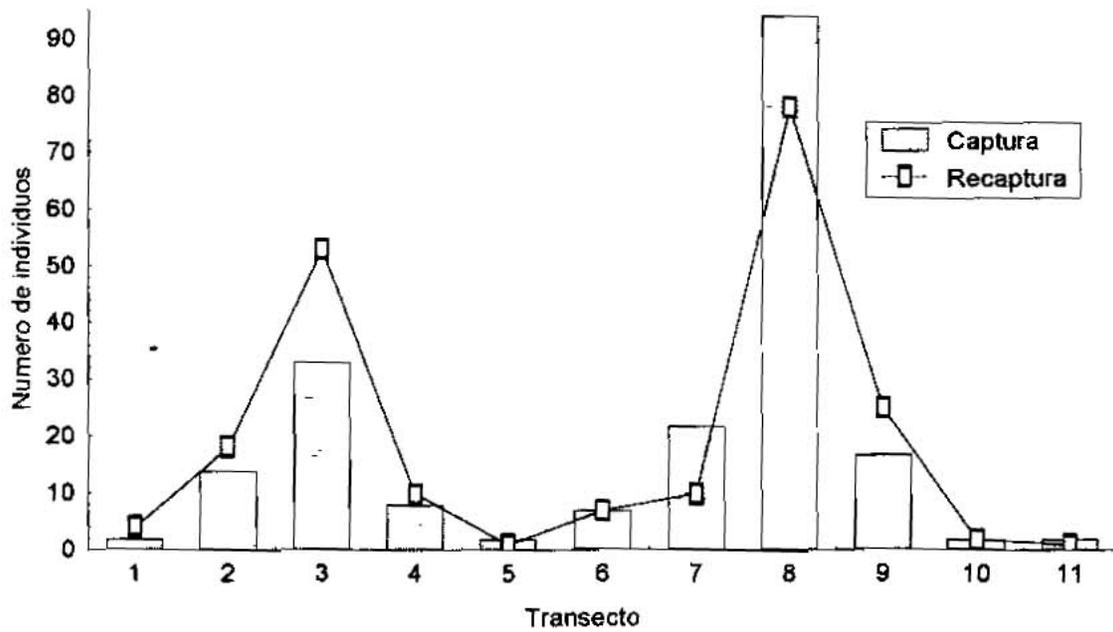


Fig. 1: Total de capturas y recapturas de *Smilisca sordida* utilizando técnica de corte de dedos en el año 1998.

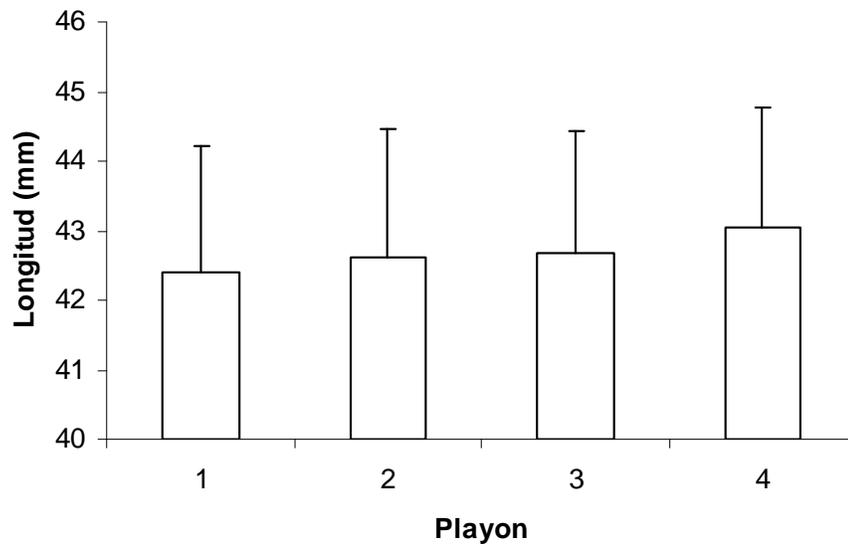


Fig. 2: Promedio y error estándar de longitud hocico-ano de los individuos capturados en cada playón.

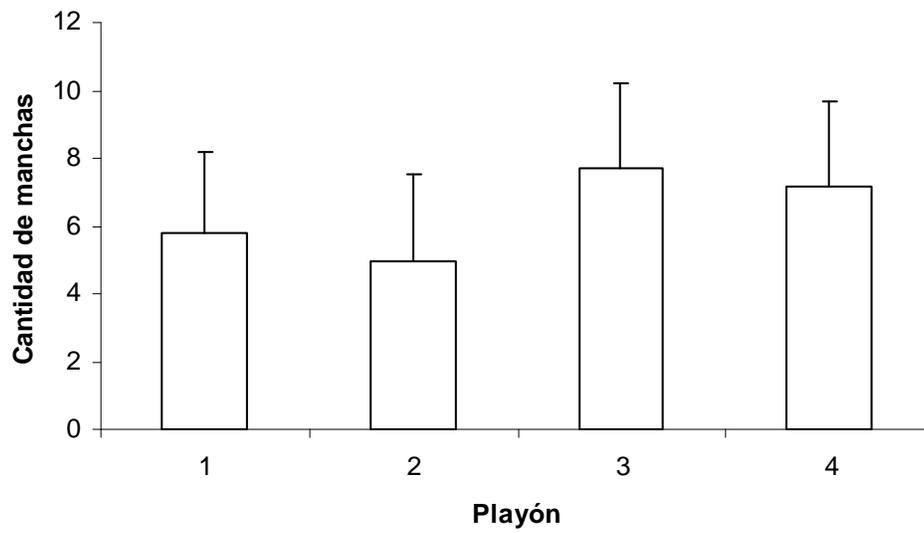


Fig. 3: Promedio y error estándar de la cantidad de manchas por individuo en cada playón muestreado.

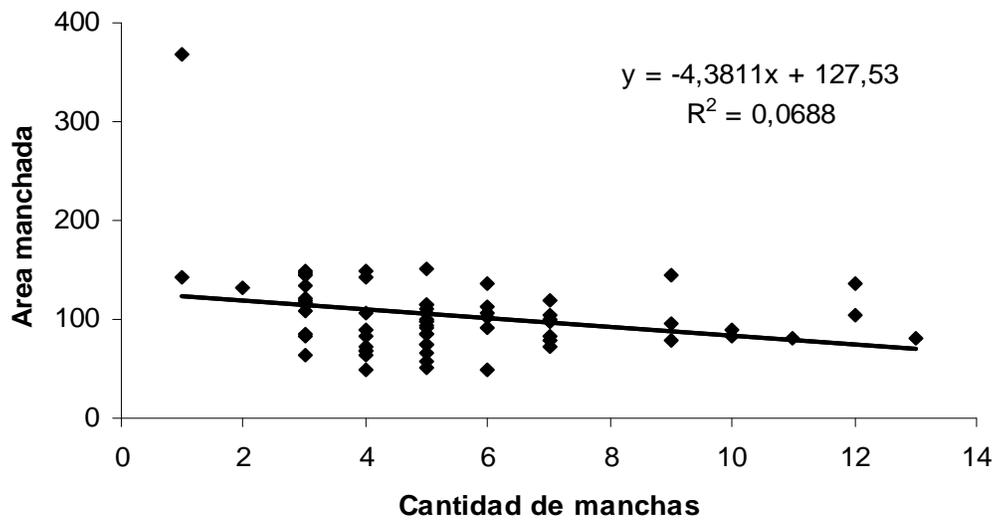


Fig. 4: Relación de la cantidad de manchas de cada individuo con el área total manchada (mm²).

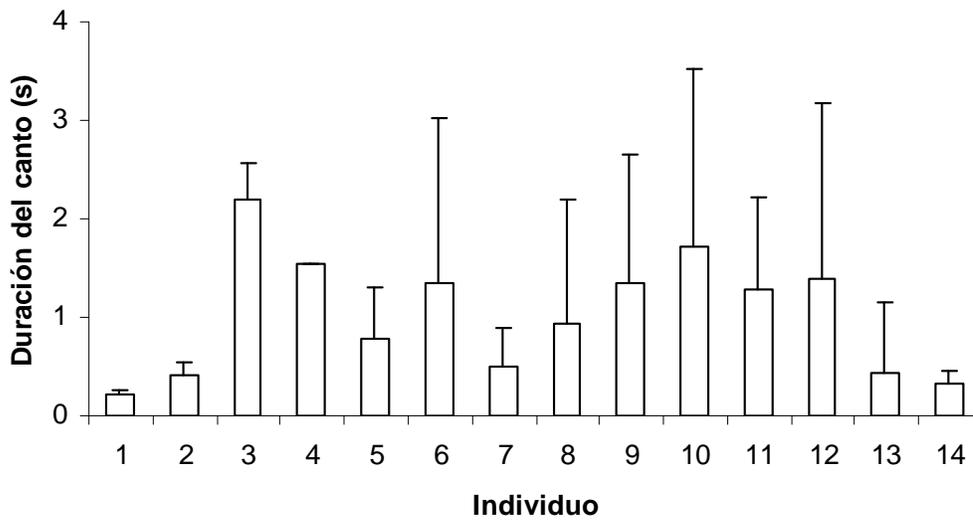


Fig. 5: Promedio y error estándar de la duración del canto para cada individuo muestreado.

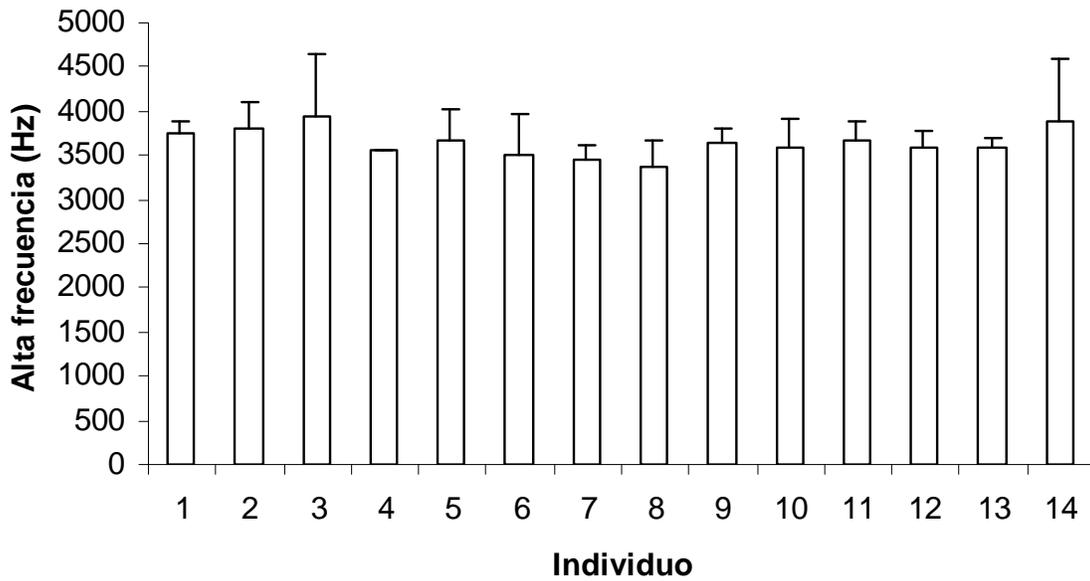


Fig. 6: Promedio y error estándar de la frecuencia más alta del canto de cada individuo muestreado

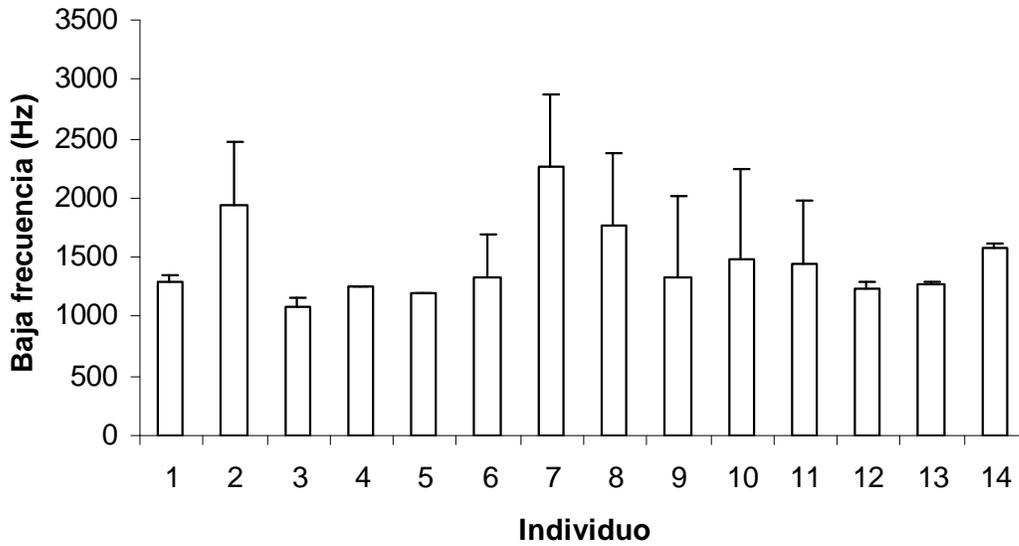


Fig. 7: Promedio y error estándar de la frecuencia más baja del canto de cada individuo muestreado.

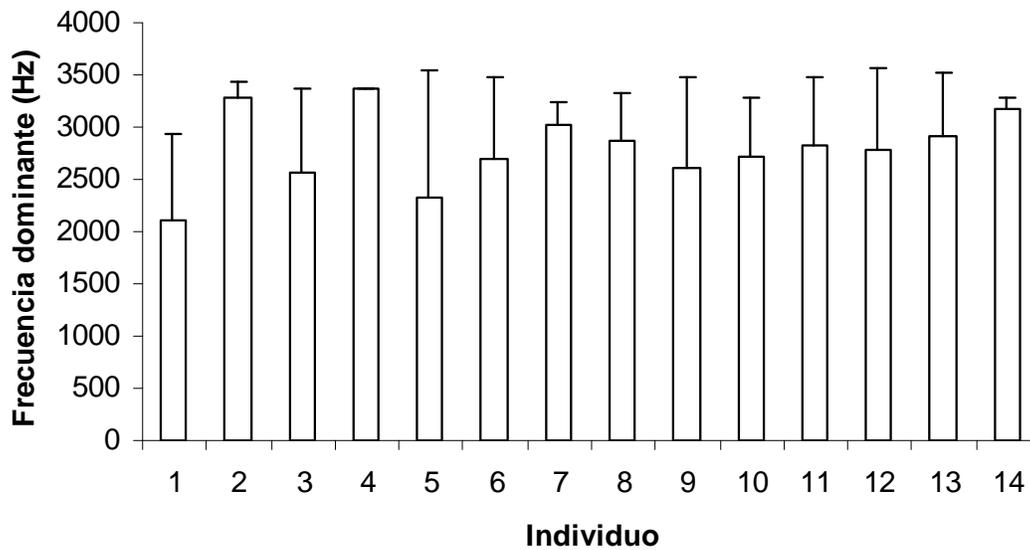


Fig. 8: Promedio y error estándar de la frecuencia dominante del canto de cada individuo muestreado.

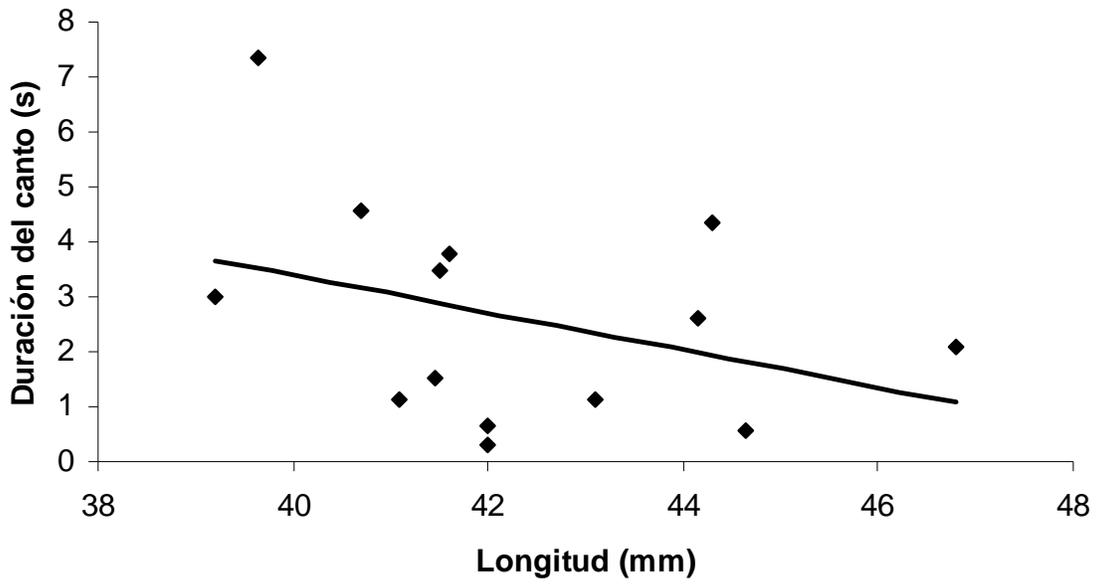


Fig. 9: Relación de la longitud en mm de cada individuo con la duración máxima del canto de cada individuo.

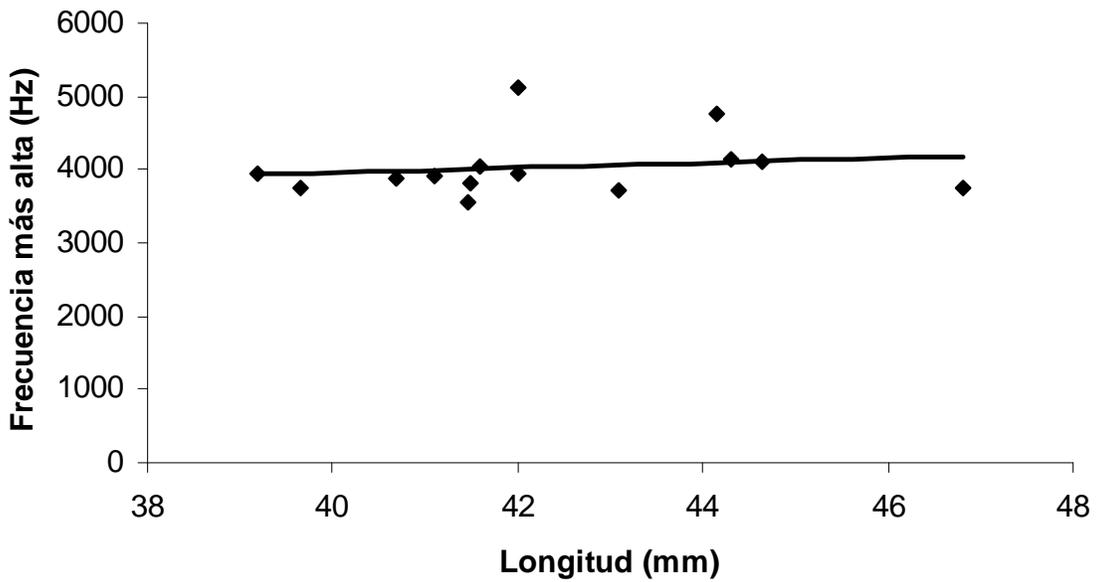


Fig. 10: Relación de la longitud en mm de cada individuo con la frecuencia más alta del canto de cada individuo

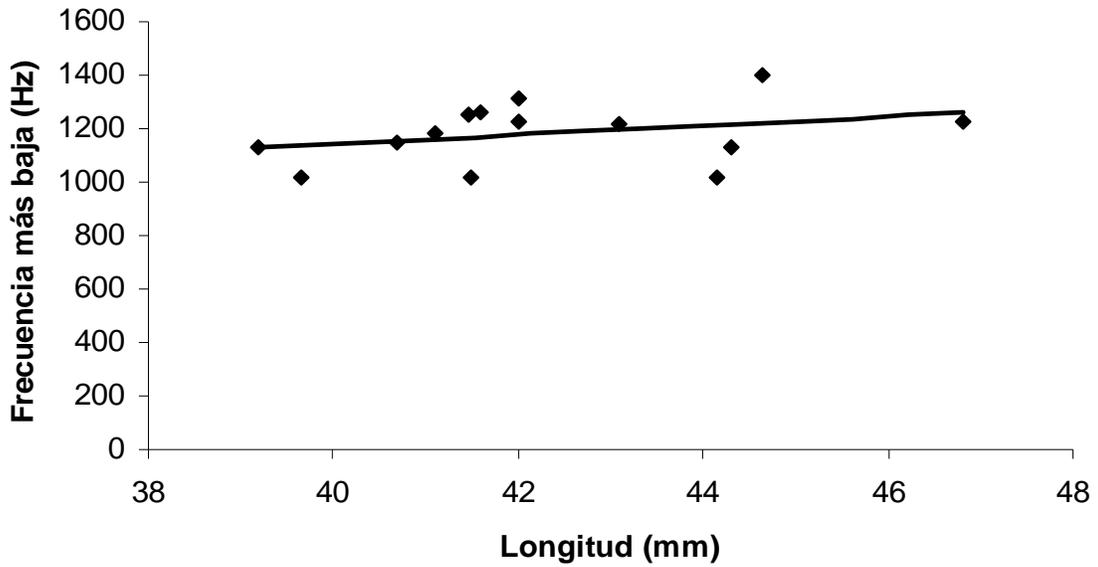


Fig. 11: Relación de la longitud en mm de cada individuo con la frecuencia más baja del canto de cada individuo

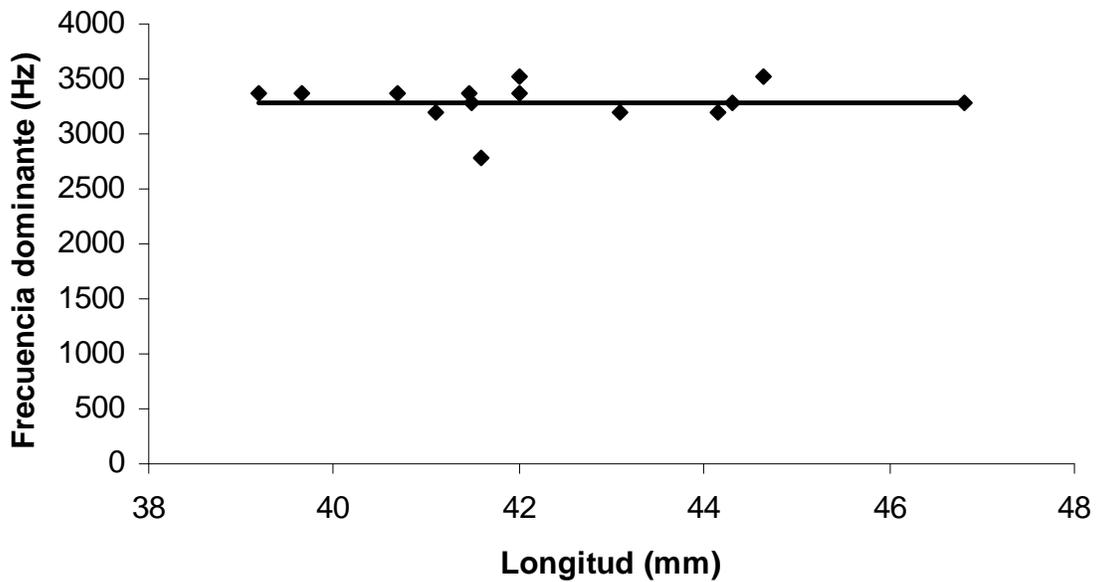


Fig. 12: Relación de la longitud en mm de cada individuo con la frecuencia dominante del canto de cada individuo.

Dispersión de semillas por aves y murciélagos bajo árboles aislados, áreas abiertas y el borde del bosque

Rebecca Rivera Bialas

Cualquier “interrupción de la continuidad” del bosque se considera como fragmentación del hábitat (Galindo *et al.* 2000). Los bordes de estos fragmentos usualmente son abruptos, delineando una rápida transición de bosque a pastizales; instaurando así el llamado “efecto de borde”, que constituye una serie de cambios físicos y bióticos asociados a los márgenes de remanentes de bosques. Uno de estos cambios es que se llega a establecer una importante proliferación de vegetación secundaria y la invasión de plantas y animales generalistas (Kapos *et al.* 1997).

Existe evidencia que indica que las aves mueven propágulos desde el bosque a hábitats perturbados o a remanentes de bosques aislados (Medellín y Gaona 1999); y que junto con los murciélagos transportan semillas a través de pastizales hacia árboles aislados. Por esto, por que introducen semillas de plantas pioneras sucesionales (Arteaga *et al.* 2006), por su gran movilidad, y por la gran cantidad de semillas que dispersan; los murciélagos y los pájaros frugívoros juegan un papel muy importante en la dinámica de la restauración natural del bosque (Galindo *et al.* 2000).

Es importante recalcar que sea donde sea, la regeneración de especies arbóreas va a ser influenciada directamente por la lluvia de semillas de la zona (Orozco y Montagnini 2006). En este caso, la lluvia de semillas será la causada por la defecación de aves y murciélagos, ya sea de cuando se encuentren perchados ó durante su vuelo (Galindo *et al.* 2000, Medellín y Gaona 1999).

Según Arteaga *et al.* (2006) los árboles aislados en pastizales funcionan como sitios de congregación de semillas, donde estas son depositadas principalmente por aves y murciélagos, formando “núcleos de regeneración”. Sin embargo, el éxito de la regeneración del bosque va a depender, entre otros factores, de la distancia que existe entre el sitio y la fuente de semillas (bosque primario o secundario) y del mecanismo de dispersión de semillas que existe (Orozco y Montagnini 2006).

En este proyecto se pretende tomar una muestra en un periodo de tiempo dado de los excrementos de aves y murciélagos en un área que representa muy claramente un borde de bosque. Se desea tener una idea de la dinámica de la dispersión de semillas que se da en esta zona, formada en parte de bosque primario y parte secundario alterado en proceso de regeneración. Además se desea evaluar la diferencia en el reclutamiento de semillas entre el borde y árboles aislados como sitios de percha importantes para aves y murciélagos.

Materiales y métodos

El trabajo se llevó a cabo de enero hasta inicios de febrero del 2008 en el área de la entrada al Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. Se trabajó en el sector de la pista de aterrizaje y en el borde de la calle de la entrada hasta el portón. Esta es una zona que se ha dejado regenerar naturalmente desde hace ya varios años, y presenta actualmente muchas plantas introducidas, como el Laurel de la India (*Ficus benjamina*).

Se colocaron 24 trampas para capturar la lluvia de semillas. Cada trampa consistía en una manta con un área de 1,30 m². Se ubicaron 8 mantas en lo que se consideró el borde del bosque, 8 bajo árboles aislados y 8 en zonas abiertas. Estos tres ambientes se encuentran muy cerca el uno del otro, el borde se encuentra entre 20 y 100

m de los árboles aislados y la zona abierta es alrededor de estos. Tanto en el tratamiento de árboles aislados como en el de borde se colocaron 4 trampas bajo árboles de *F. benjamina* y 4 bajo árboles distintos.

Las trampas se revisaron una vez al día en la mañana, por 6 días. Se registró presencia o ausencia de excreciones y se recolectó todo material que lo pareciera ser. El material se revisó con el estereoscopio. También se colectó la pulpa caída (que también se analizó) y se contaron los frutos mordidos que cayeron en las trampas.

En el análisis de las muestras se tomó nota del contenido de las excretas, ya sea con pulpa, semillas y/o insectos. Luego de separar las semillas se agruparon en morfoespecies y se lograron identificar algunas familias y géneros. Para la identificación de algunas semillas, se recolectaron en el campo frutos de diferentes especies de piperaceae, solanaceae, moraceae, y otras plantas accesibles para extraer las semillas y comparar con las que se obtuvieran de las trampas.

Se utilizaron pruebas de Kruskal-Wallis para probar si existen diferencias entre el número de morfoespecies por manta entre los diferentes tratamientos. Igualmente para probar si hay diferencias en el número de semillas de cada morfoespecie entre los tratamientos, para probar si hay diferencias en el número de semillas por manta entre los tratamientos; y para probar si hay diferencia en el número de excretas por manta entre los tratamientos. Luego se realizaron pruebas *a posteriori* de Nemenyi para probar entre cuales tratamientos existían dichas diferencias.

Se calculó un índice de Shannon para estimar la diversidad de semillas en cada tratamiento y se comparó la diversidad entre tratamientos con una prueba t. Se utilizó una prueba G para comparar el número de frutos comidos que cayeron en las trampas entre el borde y los árboles aislados.

Resultados

De un total de 144 muestras, 101 tenían material, en el cual se encontró 20 morfoespecies diferentes en un total de 435 semillas (Cuadro 1); 15 especies bajo árboles aislados, 12 bajo el borde y sólo una en las mantas ubicadas en áreas abiertas. Algunas de las semillas se lograron identificar hasta género, familia o tipos de semillas (Cuadro 1).

Se encontró que entre los tratamientos existen diferencias para el número de morfoespecies de semillas por manta ($H = 12.98$; $N = 24$; $p = 0.0015$) (Fig. 1). Pero no se encontraron diferencias entre los árboles aislados y el borde de bosque ($q = 1.22$; $p > 0.5$) ni entre Fuera y Borde ($q = 2.22$; $p = 0.1-0.05$), pero el número de semillas por manta fue mayor bajo los árboles aislados que en las áreas abiertas ($q = 3.45$; $p = 0.002-0.001$).

Existen diferencias en la cantidad de semillas de cada morfoespecie recolectadas entre los tratamientos ($H = 17.95$; $N = 60$; $p = 0.0001$) (Fig. 2). Bajo los árboles aislados y bajo el borde no se encontraron diferencias ($q = 0.36$; $P > 0.5$). Pero el número de semillas recolectadas bajo áreas abiertas fue considerablemente menor que bajo el borde del bosque ($q = 3.18$; $p = 0.005-0.002$) y que bajo árboles aislados ($q = 3.54$; $p = 0.002-0.001$).

Se encontró que existen diferencias entre los tratamientos en el caso de la cantidad de semillas que cayeron por manta ($H = 11.52$; $N = 24$; $p = 0.0031$) (Fig. 3). Bajo áreas abiertas este número fue considerablemente bajo comparado con los árboles aislados ($q = 3.16$, $p = 0.005-0.002$) y al borde de bosque ($Q = 2.40$, $p = 0.05-0.02$). Y aunque cayeron más semillas bajo los árboles aislados, este tratamiento es semejante al borde del bosque ($Q = 0.76$; $p > 0.5$).

Existe mayor diversidad en la lluvia de semillas bajo árboles aislados que bajo el borde del bosque y áreas abiertas (Cuadro 2), pero esta no es significativa entre los árboles aislados y el borde del bosque ($T= 1.86$; $p= 0.06$). Por otro lado, bajo las áreas abiertas si hay mucha menor diversidad de semillas comparándola a los árboles aislados ($T= 13.81$; $p<0.001$) y al borde del bosque ($T= -16.03$; $p<0.001$).

También se encontró que existe una diferencia en el número de excretas depositadas en las trampas en los tres tratamientos ($H=15.93$; $N= 24$; $p=0.0003$) (Fig. 4). Donde los árboles aislados y el borde de bosque no son diferentes entre sí ($q= 0.28$; $p>0.5$), pero las mantas bajo áreas abiertas recolectaron mucho menos excretas que las mantas bajo árboles aislados y en el borde del bosque ($q= 3.535$, $p= 0.002-0.001$; $q=3.25$, $p=0.005-0.002$).

Del total de excreciones recolectadas el 31.7% contenía semillas, el 49,5% contenían pulpa del fruto de *Ficus benjamina* y el 27.7% contenía pedazos de insectos. Las excretas podían contener sólo uno o hasta los tres ítems anteriores. Además, en el borde de bosque se recolectaron más tipos de frutos (diferentes a los de *F. benjamina*) en comparación a los árboles aislados ($G= 15.69$; $gl= 1$; $p<0.001$) (Fig. 5).

Discusión

Es importante tomar en cuenta que existen muchos factores que van a variar dentro de las comunidades naturales. En este caso por ejemplo: el número de semillas en cada fruto, el periodo de producción de frutos de las diferentes plantas, y hasta el comportamiento específico de cada especie involucrada en la dispersión. Estos factores van a afectar la disponibilidad de semillas y por ende la posibilidad de encontrarlas en las muestras de excremento recogidas (Barrantes y Pereira 2002).

Pero, con respecto a las semillas identificadas, se puede generalizar en que provienen de árboles y arbustos pioneros, de crecimiento secundario (C. Morales, com pers.). Esto concuerda con las afirmaciones de Arteaga *et al.* (2006), que tanto murciélagos como pájaros dispersan especies de plantas de estadios sucesionales tempranos y tardíos, aunque en una mayor proporción las de estadios tempranos.

Es muy importante tener en cuenta que cuanto más cerca se encuentre cualquier tipo de vegetación del borde primario o secundario, mayor es la probabilidad que estos sitios tengan mayor abundancia, riqueza de semillas y más agentes dispersores (Orozco y Montagnini 2006).

Según la riqueza, abundancia y diversidad de semillas obtenidas, se nota una clara tendencia a que bajo el borde del bosque y los árboles aislados no existan diferencias. Esto seguramente se debe a que estos animales transportan las semillas de los frutos que consumen a través del terreno hacia árboles aislados, donde se perchan (Galindo *et al.* 2000). Además, probablemente a que los árboles aislados se encontraban relativamente cerca al borde del bosque secundario.

Los árboles aislados representan perchas igualmente funcionales para ambos murciélagos y pájaros (Galindo *et al.* 2000). Este hecho se considera importante y beneficioso para el proceso de regeneración natural (Sibaja 2005), ya que equivalen a que el hábitat sea atractivo si presenta alimento, refugio, sitios de percha y de anidamiento (Medellin y Gaona 1999). Esto también explica que el reclutamiento de deposiciones sea semejante en los tratamientos de borde de bosque y árboles aislados.

En las áreas abiertas no se recaudaron muchas semillas. Las diferencias de forrajeo entre murciélagos y pájaros pudieron inferir en esto, ya que las aves depositan la mayoría de semillas cuando están perchadas, lo que aumenta la probabilidad de

encontrar sus semillas bajo árboles aislados que en pastizales. Por otra parte los murciélagos defecan durante el vuelo y frecuentan áreas más abiertas o el borde del bosque dependiendo de su preferencia alimenticia (Galindo *et al.* 2000, Medellín y Gaona 1999).

El sitio estudiado presenta muchos árboles desarrollados de *Ficus benjamina*, y en el periodo de tiempo que se recolectaron muestras estos presentaban muchos frutos. Esto contribuyó a que la mitad de las excreciones analizadas contuvieran pulpa de este árbol. La facilidad con la que estos animales pueden adquirir dichos frutos podría afectar que los mismos dispersen semillas de plantas nativas (E. Chacón com. pers.). Pero en este caso no se puede medir el impacto que esto puede estar generando, puesto que no se midió la abundancia de otros recursos en la zona de estudio.

Probablemente se encontraron más frutos diferentes al de *F. benjamina* en el borde del bosque en comparación a los árboles aislados debido a que esta es un área que se encuentra más próxima al interior del bosque, que aparte de ser más diversa en cuanto a plantas, es adonde los animales deben tener mayor y más fácil acceso a otras fuentes diferentes de frutas.

Para futuras investigaciones se recomienda colocar más trampas por un periodo de tiempo más prolongado. Se podría ubicar árboles aislados en distancias más lejanas al borde del bosque para ver si de esta forma se muestran diferencias. También se debería cuantificar la abundancia de recursos alimenticios cuando *F. benjamina* no presenta frutos. Y sería interesante hacer la distinción entre dispersión de semillas por aves y por murciélagos para así evaluar su efectividad individualmente, debido a que ambos grupos presentan sus claras diferencias.

Bibliografía

- Arteaga, L., F. Aguirre y M. Moya. 2006. Seed Rain Produced by Bats and Birds in Forest Islands in a Neotropical Savanna. *Biotrópica* 38: 718–724
- Barrantes G. y A. Pereira. 2002. Seed dissemination by frugivorous birds from forest fragments to adjacent pastures on the western slope of Volcán Barva, Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 50: 569-575.
- Galindo, J., S. Guevara y V. Sosa. 2000. Bat- and Bird-Generated Seed Rains at Isolated Trees in Pastures in a Tropical Rainforest. *Conservation Biology* 14: 1693-1703.
- Kapos, V., E. Wandelli, J. Camargo y G. Ganade. 1997. Edge-Related Changes in Environment and Plant Responses Due to Forest Fragmentation in Central Amazonia, p. 33-44. En: Laurance, W. y O. R. Bierregaard (ed.). *Tropical Forest Remnants*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Medellín R. A. y O. Gaona. 1999. Seed Dispersal by Bats and Birds in Forest and Disturbed Habitats of Chiapas, Mexico. *Biotrópica* 31: 478-485.
- Orozco, Z. C. y F. Montagnini. 2006. Lluvia de semillas y sus agentes dispersores en plantaciones forestales de nueve especies nativas en parcelas puras y mixtas en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente* 49-50: 131-140.
- Sibaja, J. A. 2003. Árboles aislados en potreros y su función como centros de regeneración del bosque por parte de plantas leñosas jóvenes, P. 77-84. En: Bolaños, F. y J. Lobo (eds.) *Biología de Campo 2003*. San José, Costa Rica, mimeografiado.

Cuadro 1. Total de semillas por morfoespecie en cada tratamiento.

Identificación	Árboles Aislados	Borde de Bosque	Áreas Abiertas	Total general
Anonaceae 1*	6	2		8
Anonaceae 2*	15			15
<i>Piper</i>	89	180		269
Palma	1			1
Melastomataceae ó Solanaceae	3	8		11
<i>Ficus</i>	2			2
Sapotaceae	1			1
<i>Ficus</i>	2	15		17
Plama	1			1
Rubiaceae		1		1
Solanaceae	2	2		4
Morfoespecie A	3			3
Morfoespecie B			4	4
Morfoespecie C	1	3		4
Morfoespecie D		7		7
Morfoespecie E	7	35		42
Morfoespecie F	1	1		2
Morfoespecie G	1			1
Morfoespecie H	20	18		38
Morfoespecie I	1	3		4
Total general	156	275	4	435

*mismo género

Cuadro 2. Número de especies, valores de índice de dominancia e índice de diversidad de Shannon de semillas recolectadas en los tres tratamientos.

	Árboles aislados	Borde de bosque	Áreas abiertas
Número de especies	15	12	1
Número de semillas	154	275	4
Índice de dominancia	0.365	0.453	1
Índice de Shannon	1.562	1.284	0
Variación del índice	0.012	0.006	0

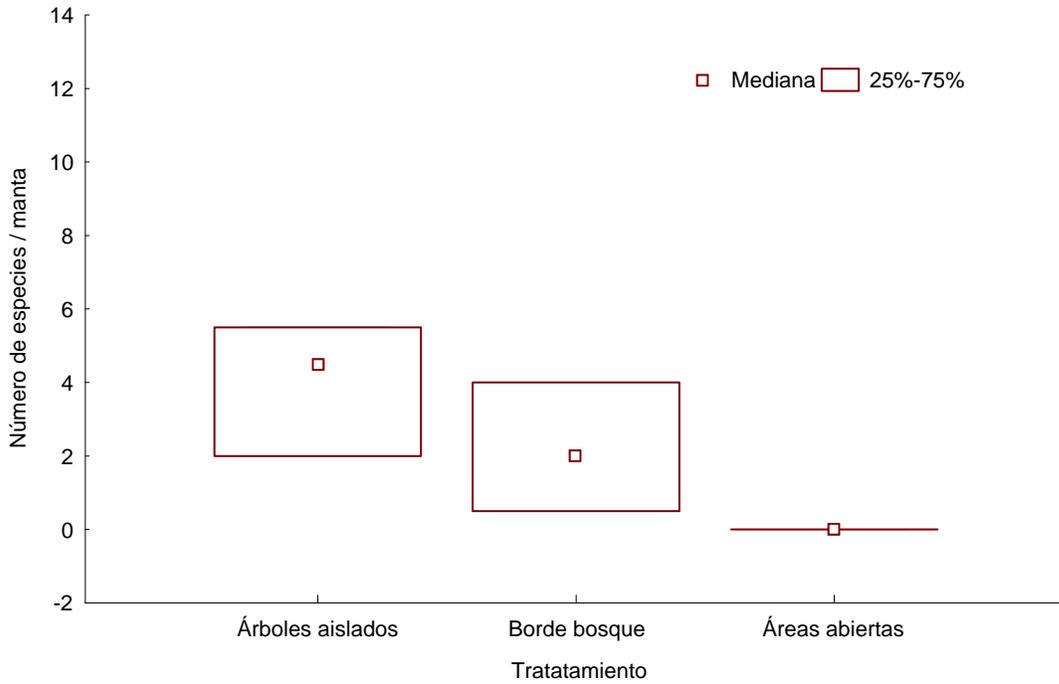


Fig. 1: Mediana y percentiles del número de morfoespecies de semillas por manta en cada tratamiento.

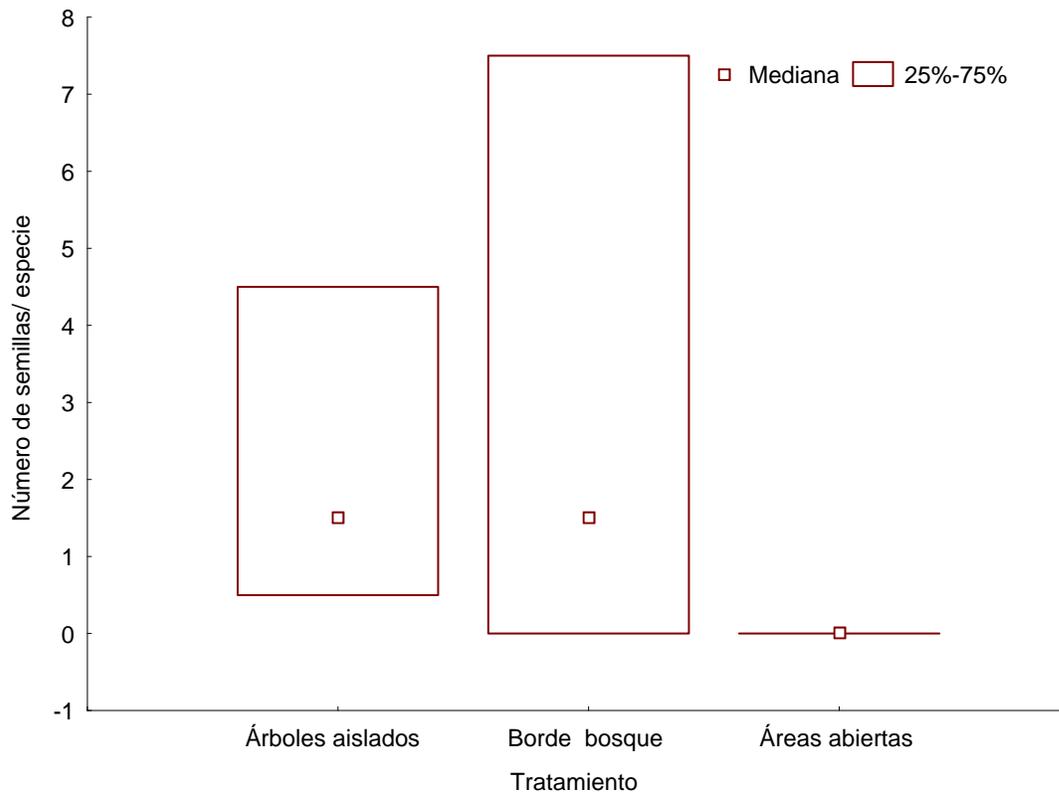


Fig. 2: Mediana y percentiles de la cantidad de semillas por morfoespecie en cada tratamiento.

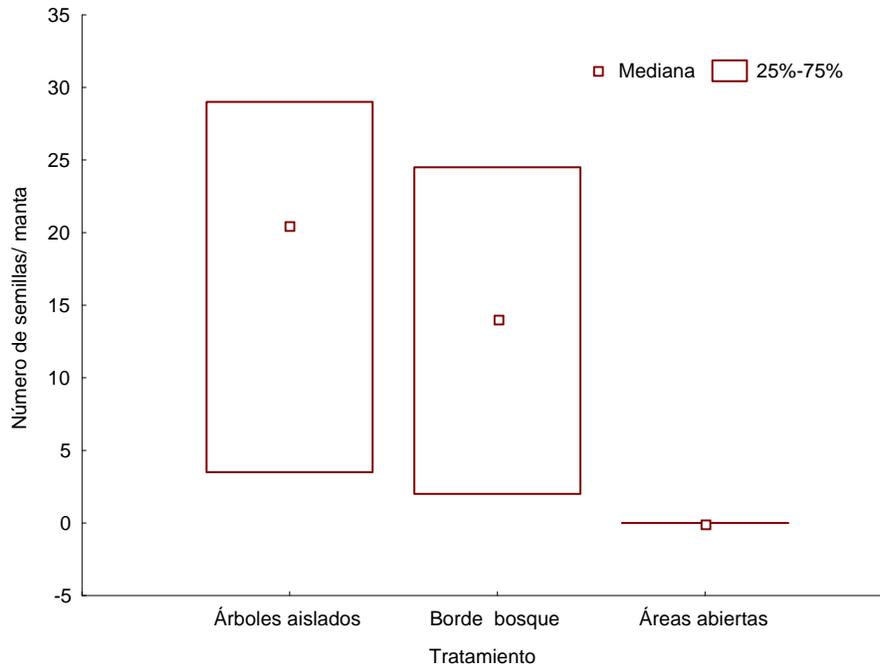


Fig.3: Mediana y percentiles del número de semillas por manta en cada tratamiento.

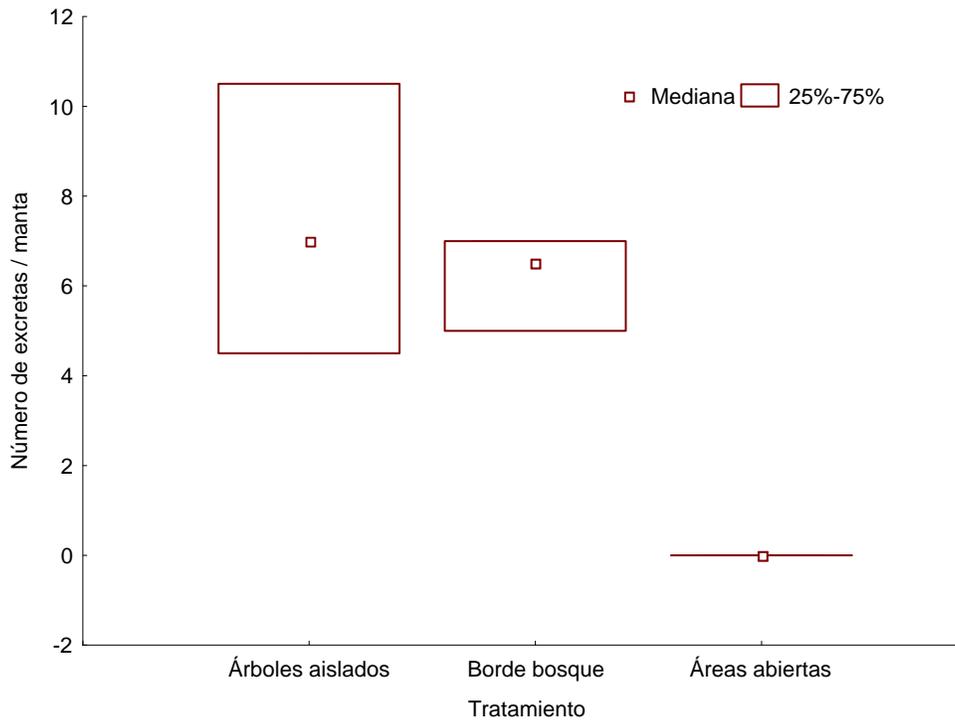


Fig. 4: Mediana y percentiles del número de excretas encontradas por manta en cada tratamiento.

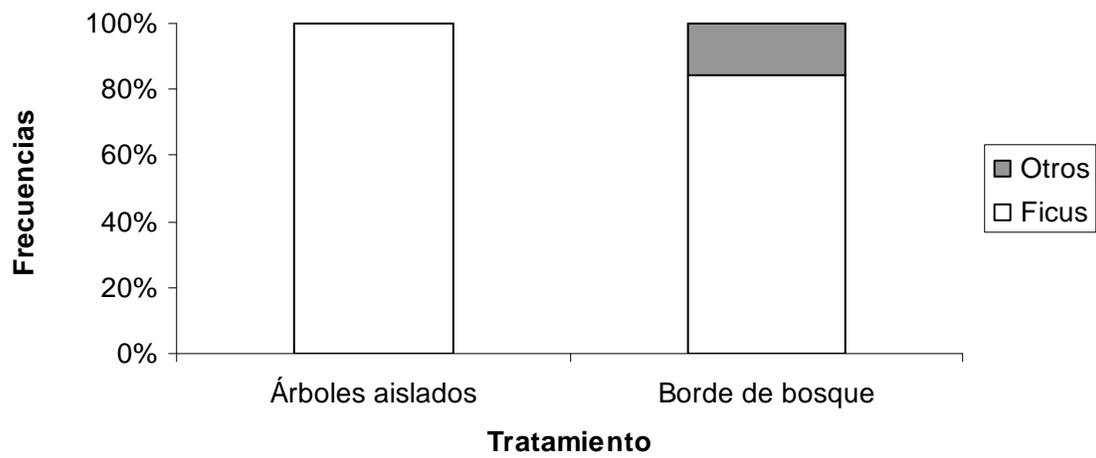


Fig. 5: Comparación de tipos de frutos encontrados en los árboles aislados y en el borde del bosque.

Comportamiento y sitios de forrajeo de machos y hembras del pájaro carpintero *Melanerpes chrysauchen* (Picidae)

Andrés Camacho-Alpízar

La competencia intraespecífica puede tener efectos negativos en una población, ya que puede limitar su reproducción. Los nichos de forrajeo de especies de pájaros carpinteros tienden a estar bien diferenciados (Murphy y Lehnhausen 1998). Lack (1944) propuso que especies con los mismos hábitos alimenticios no van a ocupar las mismas áreas y a su vez aquéllas que comparten una misma área deben tener diferencias en sus hábitos de alimentación. Intraespecíficamente se ha encontrado que varias especies de carpinteros presentan una partición de nichos entre los sexos, en la cual las hembras forrajean en sitios diferentes a los machos o presentan un comportamiento de forrajeo diferente (Kilham 1965, Ligon 1968, Jackson 1970, Hogstad 1976, Morrison y With 1987, Murphy y Lehnhausen 1998). Estas diferencias pueden algunas veces estar reflejadas en diferencias morfológicas entre sexos como por ejemplo largo y ancho de pico (Ligon 1968, Hogstad 1976). En las especies menos dimórficas los machos mantienen a las hembras lejos de sus territorios o las desplazan de sus microhábitats de forrajeo (Peters y Grubb 1983). La razón que presentan varios autores de esta partición de nicho es que de esta manera disminuye la competencia entre sexos, lo cual ayuda a fortalecer vínculos entre las parejas para la época de reproducción (Kilham 1965, Ligon 1968, Jackson 1970).

En el caso de la diferenciación de sitios de forrajeo se ha observado, por ejemplo, que los sexos la especie *Picoides pubescens* utilizan diferentes alturas y diámetros de rama para forrajear (Jackson 1970). Peters y Grubb (1983) descubrieron que las hembras de la especie anterior evitan el microhábitat de los machos dominantes. Además cuando éstos fueron excluidos las hembras comenzaron a forrajear en los sitios de los machos, mientras que cuando se excluyeron las hembras los machos no cambiaron su sitio de forrajeo. Kilham (1965) observó que las hembras de *Picoides villosus* forrajean de manera mucho más activa que los machos, como si a pesar de estar en el mismo sitio, lo explotaran de manera diferente.

El carpintero *Melanerpes chrysauchen* habita en el bosque lluvioso del Pacífico Sur de Costa Rica y es endémica de esta zona y el oeste de Panamá (Stiles y Skutch 1998). Esta especie depende mucho de los parches de bosque donde forrajea en las copas de los árboles y no es muy común en zonas alteradas (Skutch 1948). Su dieta consiste principalmente de escarabajos que viven bajo madera y sus larvas, además de otros insectos, como moscas, las cuales atrapa al vuelo. También consume mucha fruta como por ejemplo de *Cecropia* (Stiles y Skutch 1998). Una particularidad es que es altamente social y las parejas permanecen juntas durante todo el año con sus crías, por lo que generalmente se les observa forrajeando en grupos familiares, a veces juntos a veces esparcidos, de 3 a 6 individuos. Además es de las pocas especies de carpinteros en las que el macho duerme en la misma cavidad que la hembra (Skutch 1948, Stiles y Skutch 1998). El hecho de que esta especie sea endémica hace que sea importante estudiarla y llegar a conocer mejor aspectos de su biología.

El objetivo de esta investigación fue estudiar el comportamiento de forrajeo de *M. chrysauchen* y caracterizar los sitios que utilizan para forrajear. Esto para comparar estas preferencias entre sexos y así determinar si existe una diferencia en los sitios de forrajeo y comportamiento que utilizan los machos y hembras de esta especie tan social.

Materiales y métodos

El estudio se realizó durante el mes de enero del 2008 en Golfito, Costa Rica ($8^{\circ}37' - 8^{\circ}40' \text{ N}$, $83^{\circ}9' - 83^{\circ}12' \text{ W}$). Esta zona presenta bosque de tipo tropical húmedo y una precipitación anual entre 3000 – 5000mm, y se encuentra entre los 5 – 190msnm (Maldonado 2005). Los muestreos se hicieron en cuatro zonas las cuales fueron (1) el borde de bosque situado detrás de las instalaciones de la Universidad de Costa Rica, (2) un transecto en el camino de lastre entre La Lechería y Playa Cacao, (3) el área de Barrio Ureña y los alrededores de la Quebrada Cañaza, y finalmente (4) un transecto entre Barrio Ureña y el pueblo La Gamba. Todos estos sitios presentan un borde de bosque en crecimiento secundario. Según Skutch (1948) los individuos de esta especie no forrajea demasiado lejos del nido familiar, por lo tanto al muestrear en zonas diferentes se disminuye la probabilidad de observar siempre a los mismos individuos.

En los sitios 2, 3 y 4 se caminó un transecto a lo largo de la calle durante tres horas y media en la mañana entre las 6:00 y 9:30 y durante dos horas en la tarde entre las 15:00 y 17:00. En el sitio 1 por ser un área más pequeña y sin calle solamente se realizaron visitas esporádicas en horas de la mañana y la tarde en las cuales se exploraron los alrededores durante aproximadamente una hora. Durante estos períodos de muestreo se buscaron individuos de *M. chrysauchen* y una vez encontrados se tomaron datos del sexo, sitio de forrajeo, y se siguió su comportamiento de forrajeo hasta que se perdiera de vista. Para los datos de comportamiento se tomaron en cuenta las siguientes categorías según Remsen y Robinson (1980), (1)espigueo, la cual consiste en recoger presas de la superficie sin realizar movimientos acrobáticos, (2) sondeo, que consiste en insertar el pico en aberturas de la madera para buscar y atrapar las presas, (3)picoteo consiste en picar el sustrato con el pico para abrir un agujero y tomar presas que se encuentran debajo de la madera, (4) barrer con el pico para apartar pedazos sueltos de sustrato y halar pedazos del sustrato con el pico para arrancarlos (Rodríguez 2001). Además se agregaron las categorías moverse y buscar para las aves que se movían entre las ramas y troncos para encontrar un nuevo sitio de forrajeo, y otra para cuando el ave se alimentaba de materia vegetal como frutos o néctar.

Para el sitio de forrajeo se determinó la especie del árbol, altura del árbol, el diámetro a la altura del pecho (DAP), la altura en el árbol que se encontraba el ave forrajeando, el sustrato y el diámetro del sustrato (DS) utilizado. Los diferentes tipos de sustrato fueron rama viva o muerta, tronco vivo o muerto y poste de luz. Para determinar la altura en la cual se encontraba el individuo se dividió el árbol en cuatro cuartos siendo el primero el más bajo y el cuarto el más alto. La altura del árbol fue estimada contando secciones de aproximadamente 2m a lo largo del tronco, para luego incluir al árbol dentro de cierta categoría de tamaño predicha. También se tomaron datos del total de individuos en cada árbol y sus respectivos sexos. Para estimar el diámetro del sustrato se utilizó el método descrito en Lammertink (2004), el cual consistió en comparar éste con el ancho del cuerpo del carpintero, el cual en el caso de *M. chrysauchen* mide aproximadamente 5cm.

Para determinar si existe variación entre sexos en el comportamiento de forrajeo los datos de tiempo de forrajeo fueron convertidos en porcentajes, los cuales a su vez fueron transformados con Arco Seno para realizar un Análisis de Varianza multivariado. La preferencia de altura del árbol, altura de forrajeo y sustrato por parte de *M. chrysauchen* fue probada por medio de pruebas de Chi-cuadrado, sin embargo no se pudo probar estadísticamente para machos y hembras por separado por medio del Chi, ya que se obtuvieron valores esperados menores a tres. Solamente para el DAP y el DS sí

fue posible realizar una t de dos muestras para comparar entre sexos, ya que fueron tomadas como variables continuas.

Resultados

En total se observó el comportamiento de 26 individuos de *M. chrysauchen* distribuidos en 14 machos y 12 hembras. En seis ocasiones se observaron dos individuos forrajeando juntos en el mismo árbol y en cinco se observaron tres a la vez. Los individuos fueron observados forrajeando en 14 especies de plantas, además de un árbol muerto, dos árboles muertos y dos postes de luz (Cuadro 1). La especie de árbol en la cual más se observó esta especie fue *Cecropia obtusifolia* sin que esto signifique una preferencia por este árbol, ya que no se muestreó la abundancia de especies en la zona.

Ambos sexos de esta especie no parecen tener preferencia por cierto tamaño de árbol ($\chi^2=0.80$, $gl=2$, $p=0.670$, Fig. 1), sin embargo si tienden a forrajear en el cuarto superior de éstos ($\chi^2=31.39$, $gl=3$, $p<0.001$, Fig. 2). En ambos casos no se aprecian grandes diferencias entre las preferencias de machos y hembras por separado, aunque si se aprecia una cierta tendencia por parte de las hembras de forrajear más en árboles altos que los machos (Figs. 1 y 2). En el caso del sustrato ambos sexos forrajearon más sobre ramas vivas y solamente se observó una hembra forrajeando en una rama muerta (Figura 3; $\chi^2=42.33$, $gl=3$, $p<0.001$). Este resultado no indica necesariamente una preferencia debido a que no se midió la abundancia de diferentes tipos de sustrato, y probablemente se deba a que el más abundante en el sitio de estudio son ramas vivas (obs. pers.). Con respecto al DAP y al DS se obtuvo un promedio de 38.3 ± 44.6 cm y 8.2 ± 8.7 cm respectivamente y no se encontraron diferencias entre los sexos (Cuadro 2).

Las técnicas de forrajeo más utilizadas fueron el picoteo y el espigueo. En la Figura 4 se presenta el promedio de tiempo que cada sexo utilizó en cada estrategia de forrajeo. Se puede observar que las hembras tienden a moverse más que los machos a la hora de forrajear y que los machos tienden a picotear más. A pesar de estas tendencias los resultados obtenidos del ANDEVA multivariado indican que no existe una diferencia marcada de comportamiento de forrajeo entre los sexos ($\Lambda=0.57$; $F=1.62$ $gl=8, 17$; $p=0.192$).

Discusión

M. chrysauchen normalmente construye nidos en troncos grandes muertos (Stiles y Skutch 1998). Sin embargo durante este estudio se encontró un nido activo en un poste de luz. Este hecho demuestra la importancia de postes de luz de madera como potenciales sitios de anidación para carpinteros, además de una posible adaptabilidad de esta especie a áreas semi-urbanas. Se obtuvieron observaciones en especies de plantas introducidas las cuales no se encuentran en el bosque como palmas de coco, mango, aguacate, e inclusive arbustos ornamentales y postes de luz. Estos casos se tratan principalmente de los individuos del grupo familiar de carpinteros que tenía el nido en un poste de luz y que por lo tanto tendía a forrajear mucho en zonas más abiertas y alteradas. A pesar de esto la mayoría de individuos fueron observados forrajeando en el borde de los bosques, por lo que la especie sigue presentando una dependencia hacia los parches de bosque. Un caso en el cual un carpintero presentara cierto grado de adaptabilidad a ambientes alterados ya había sido reportado para otras especies de Norteamérica (Blewett y Marzluff 2005).

Con respecto a la partición intersexual de nicho, éste no parece que sea el caso de *M. chrysauchen* (Figs. 1-4). Los resultados sugieren que no existe una clara diferencia entre machos y hembras de *M. chrysauchen* en cuanto al sitio y comportamiento de forrajeo, contrario a lo que ha sido encontrado en otras especies de

carpinteros (Kilham 1965, Ligon 1968, Jackson 1970). Los datos obtenidos muestran que la especie *M. chrysauchen* es flexible en cuanto al sitio de forrajeo. En otras investigaciones se ha encontrado que las hembras y los machos de otras especies de carpinteros forrajean en alturas diferentes en un mismo árbol (Ligon 1968, Hooper y Lennartz 1981), sin embargo en este estudio ambos sexos forrajean en las partes más altas, tal como estaba reportado para la especie (Skutch 1948, Stiles y Skutch 1998). En otras especies también se han reportado diferencias intersexuales en cuanto al uso de ramas y troncos como sitio de forrajeo, lo cual no parece ser el caso de *M. chrysauchen*. El no encontrar diferencias en los nichos de machos y hembras podría llevar a pensar que se dan frecuentes interacciones agresivas entre individuos de esta especie. A lo largo del estudio nunca observé alguna interacción agresiva entre individuos de *M. chrysauchen*, pero sí con otras especies aunque éstas tampoco fueron muy frecuentes.

Según Hogstad (1976) la partición de nicho no es tan marcada durante la época reproductiva en la cual hembras y machos comparten un territorio. Sin embargo la época reproductiva de la especie estudiada es entre marzo-junio por lo que no coincide con la época en la que el estudio se llevó a cabo. A pesar de esto, como se mencionó anteriormente, esta especie es de las más sociales dentro de su familia, y las parejas permanecen juntas durante todo el año con sus hijos (Skutch 1948). Además los miembros de un mismo grupo familiar siempre se mantienen en comunicación constante entre sí (obs. pers.). Esta alta sociabilidad familiar puede tener un efecto en el hecho de que los machos y las hembras no recurran a utilizar nichos diferentes y aún así no se den interacciones agresivas entre los dos sexos o el mismo sexo. En todas las ocasiones en las que se observó a un individuo de *M. chrysauchen* forrajeando con otros de la misma especie se trataba de un grupo familiar (Stiles y Skutch 1998). Estas características de la especie junto a los resultados del estudio sugieren que la selección de parentela juega un papel muy importante en el comportamiento de esta especie, y no necesariamente deben los sexos tener nichos diferentes para poder coexistir.

Cabe mencionar que el tamaño de muestra de este estudio es pequeño, lo cual tiene influencia sobre la probabilidad de las pruebas estadísticas. Con respecto al sitio de forrajeo no se esperaría encontrar diferencias si se aumenta el tamaño de muestra. Sin embargo es importante ampliarlo para ver si las tendencias observadas en cuanto al comportamiento de forrajeo se mantienen, incrementan o disminuyen. En el caso de que las tendencias aumentaran se podría afirmar que sí existe una partición de nicho entre los sexos de *M. chrysauchen*. Si este fuera el caso, según los resultados obtenidos, los machos tenderían a forrajear muy quietos, mientras que las hembras se movilizarían más por el sustrato en busca de presas, similar a lo que encontró Kilham (1965) para la especie *P. villosus*. También se observa una tendencia por parte de los machos de picotear y sondear más que las hembras, muy parecido al caso de *Picoides arizonae*, en el cual se encontraron diferencias sexuales en el largo del pico (Ligon 1968). Ligon (1968) encontró que los machos tienen un pico más largo que las hembras, lo cual probablemente esté relacionado con la diferencia de forrajeo en esta especie. En este estudio se tuvo la intención de tomar medidas del pico de especímenes de museo, sin embargo solamente había hembras disponibles. Es importante tener en cuenta que si se amplía el tamaño de muestra no necesariamente se va a obtener un resultado significativo. También es muy probable que las diferencias observadas más bien tiendan a desaparecer.

En conclusión es importante ampliar el tamaño de muestra para determinar si ciertas tendencias que se observan tienden a aumentar o a desaparecer. Sin embargo los resultados hasta ahora muestran que *M. chrysauchen* es una especie en la cual a pesar

de no presentar partición intersexual de nicho los machos no desplazan hembras de sus territorios como se da en otras especies de esta familia (Hogstad 1976). Esto probablemente debido a que en especies más sociales, como la estudiada, existe una mayor tolerancia entre individuos, lo cual es reflejado en el comportamiento pacífico de *M. chrysauchen*. Tanto el comportamiento como la selección del sitio de forrajeo de esta especie parece estar más influenciado por otros factores como el tipo de comida, características físicas del árbol y época del año, que por competencia intersexual.

Agradecimientos

A Giby por su ayuda con el proyecto. A Fede por las correcciones del informe y la coordinación del curso, al igual que Lobo y Lalo. A Sofía y a todos mis compañeros.

Bibliografía

- Blewett, C. M. y J. M. Marzluff. 2005. Effects of urban sprawl on snags and the abundance and productivity on cavity-nesting birds. *Condor* 107: 678-693.
- Hogstad, O. 1976. Sexual dimorphism and divergence in winter foraging behavior of Three-toed Woodpeckers. *Ibis* 118:4 1-50.
- Hooper, R. G. y M. R. Lennartz. 1981. Foraging behavior of the red-cockaded woodpecker in South Carolina. *Auk* 98: 321-334.
- Jackson, J. A. 1970. A quantitative study of the foraging ecology of Downy Woodpeckers. *Ecology* 51:318-323.
- Kilham, L. 1965. Differences in feeding behavior of male and female hairy woodpeckers. *Wilson Bulletin* 77:134-145.
- Lack, D. 1944. Ecological aspects of species formation in passerine birds. *Ibis* 86: 260-286.
- Lammertink, M. 2004. Grouping and cooperative breeding in the great slaty woodpecker. *Condor* 106:309-319.
- Ligon, J. D. 1968. Sexual differences in foraging behavior in two species of *Dendrocopos* woodpeckers. *Auk* 85:203-215.
- Maldonado, T. 2005. Características geográficas de la región de Golfito. En Lobo J. y F. Bolaños (eds.). *Historia natural de Golfito-Costa Rica*. Editorial Inbio, Heredia. 19-23pp.
- Morrison, M. L. y K. A. With. 1987. Interseasonal and intersexual resource partitioning in hairy and white headed woodpeckers. *Auk* 104:225-233.
- Murphy, E. C. y W. A. Lehnhausen. 1998. Density and foraging ecology of woodpeckers following a stand-replacement fire. *Journal of Wildlife Management* 63 (4):1359-1372.
- Peters, W. M. D. and T. C. Grubb Jr. 1983. An experimental analysis of sex-specific foraging in the downy woodpecker, *Picoides pubescens*. *Ecology* 64(6): 1437-1443.
- Remsen, J. V. y S. K. Robinson. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology* 13: 144-160.
- Rodríguez, E. B. 2001. Comportamiento de forrajeo y uso de microhábitat de Parúlidos migratorios y residentes en un manglar. En Bolaños, F. (ed). *Curso de biología de campo*. Universidad de Costa Rica. 276p.

Skutch, A. F. 1948. Life history of the golden napped woodpecker. Auk 65: 225-260.

Stiles, G. y A. F. Skutch. 1989. Guide to the birds of Costa Rica. Cornell University, Ithaca. 511p.

Cuadro 1: Especies de árboles utilizados por *M. chrysauchen* y número de machos y hembras presentes en cada especie.

Especie de árbol	Machos	Hembras
Annonaceae	0	1
<i>Caryocar costarricense</i>	1	0
<i>Cecropia obtusifolia</i>	5	4
<i>Cocos nucifera</i>	0	1
<i>Cojoba arborea</i>	0	1
<i>Erythrina poeppigiana</i>	1	0
<i>Ficus benjamina</i>	2	2
<i>Jacaranda copaia</i>	0	1
<i>Mangifera indica</i>	2	0
<i>Mussaenda erythrophylla</i>	1	0
<i>Persea americana</i>	2	0
<i>Schizolobium parahyba</i>	1	1
<i>Syzygium malacence</i>	1	0
<i>Trichospermum grenifolium</i>	1	0
árbol muerto	0	2
poste de luz	2	2
Total	19	15

Cuadro 2: Promedio (\pm desviación estándar) de DAP y DS de sitios de forrajeo de machos y hembras de *M. chrysauchen* y resultados de la prueba *t* de dos muestras para cada variable.

	Machos (n)	Hembras (n)	t	gl	p
DAP	40.5 \pm 61.1 (9)	35.6 \pm 57.7 (11)	-0.15	18	0.89
DS	7.7 \pm 6.4 (14)	10.4 \pm 10.2 (16)	0.71	28	0.48

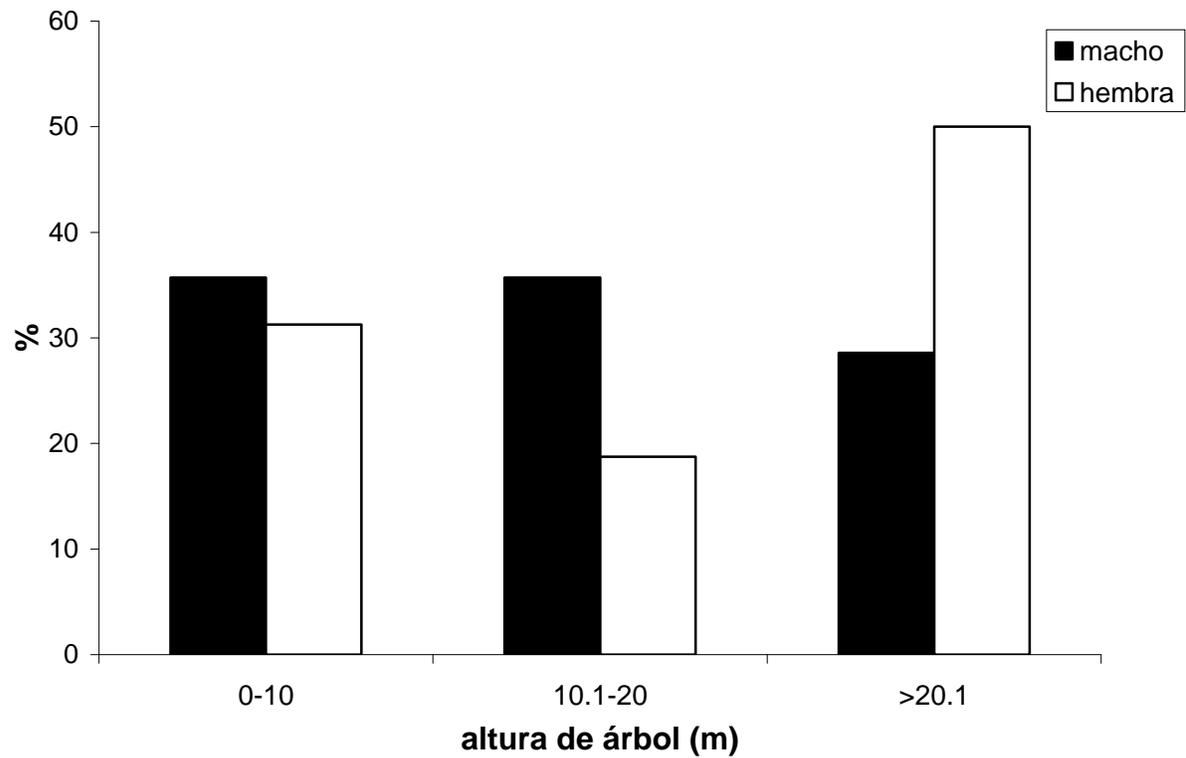


Fig.1: Porcentaje de observaciones según la altura de árboles en los que *M. chrysauchen* fue observado forrajeando.

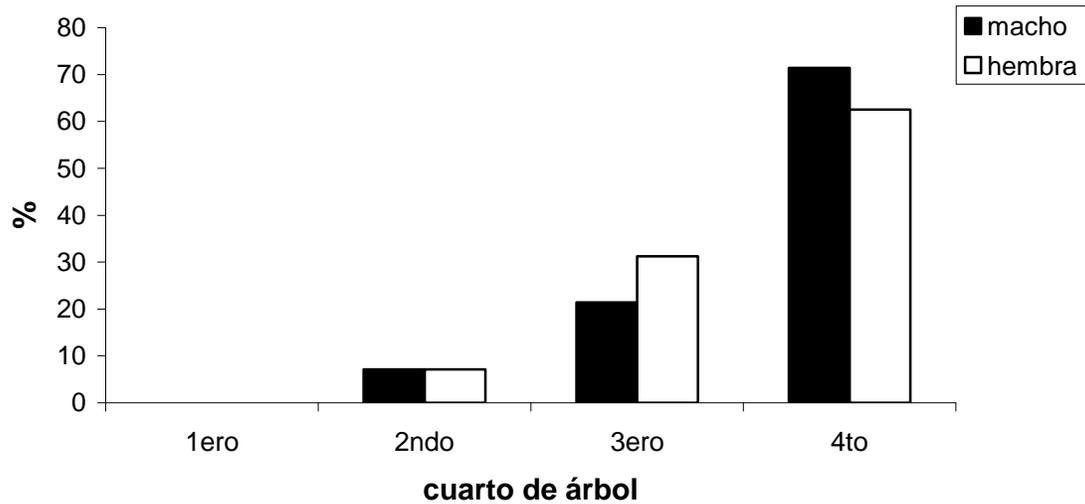


Fig.2: Porcentaje de observaciones según el segmento del árbol según la altura en la cual *M. chrysauchen* fue observado forrajeando.

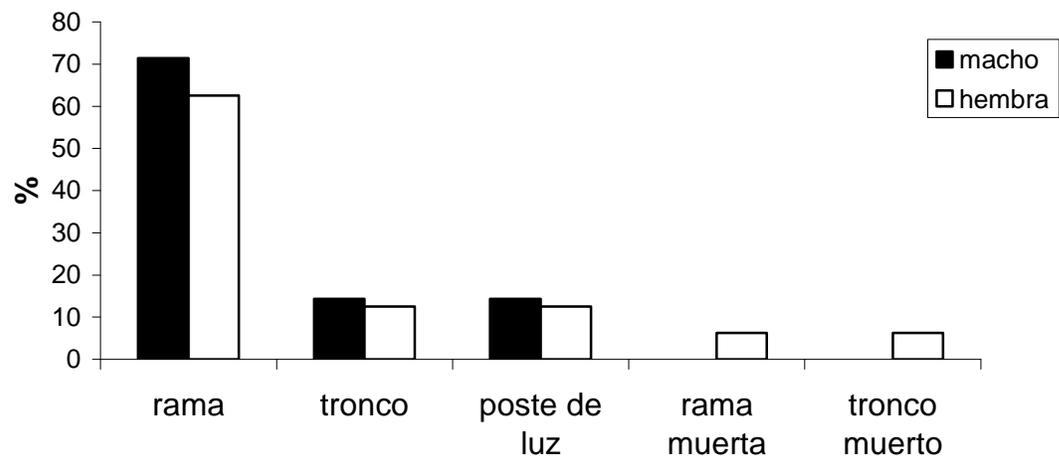


Fig.3: Porcentaje de observaciones según el sustrato en los cuales se observó a *M. chrysauchen* forrajear.

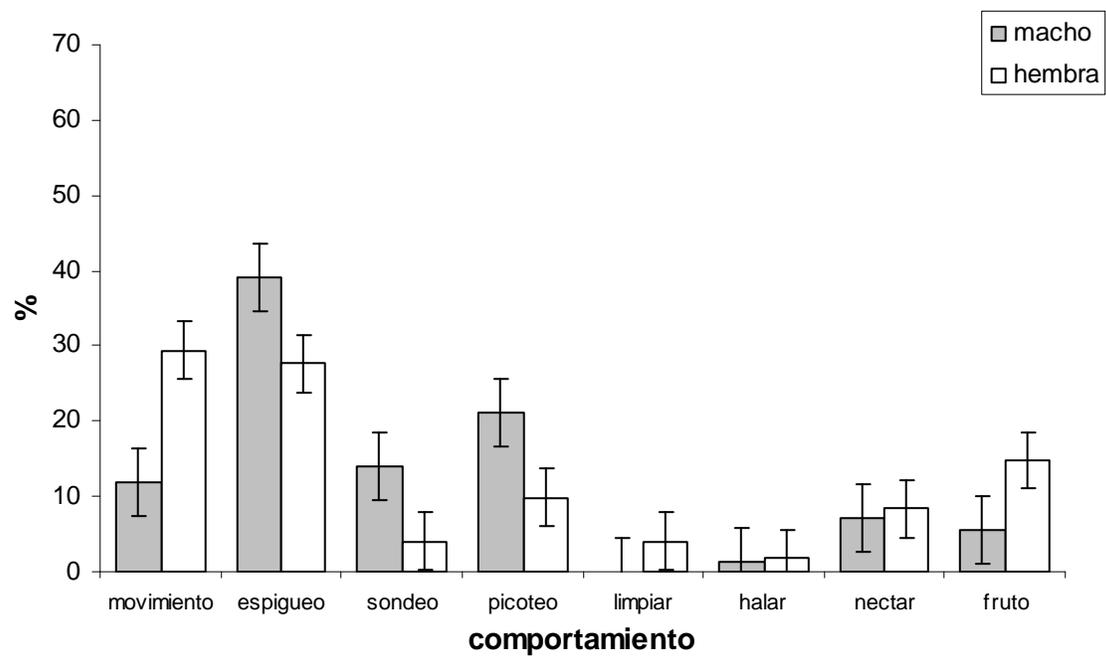


Fig.4: Porcentaje del de tiempo (\pm error estándar) que machos y hembras de *M. chrysauchen* realizaron los comportamientos de forrajeo.

Abundancia, uso de sustrato y forrajeo agrupado de aves limícolas en una playa lodosa intermareal

Ignacio Escalante

Las playas lodosas intermareales constituyen un ambiente fundamental para aves marinas, tanto residentes como migratorias, pues les proveen sitios de alimentación, reproducción y dormitorio (Barrantes y Pereira 1992, Withers y Chapman 1993). Además son sitios donde se congregan numerosas especies de aves limícolas, con notables diferencias en tamaño y morfología (O'Brien *et al.* 2006). Dichas comunidades de avifauna representan interacciones ecológicas complejas, debido a la diversidad de presas que consumen y las técnicas de forrajeo que usan (Ribeiro *et al.* 2004), lo cual hace que haya un uso diferencial del sustrato (Burger *et al.* 1977).

Estas especies de aves dependen de las inundaciones cíclicas de la marea, lo cual va a influir en su comportamiento (Erwin 1983, Withers y Chapman 1993). Además, la abundancia de estas aves puede variar debido a factores ambientales y bióticos como la concurrencia de otras especies (Pereira 1990). Esto por que los ciclos de mareas generan variación en la disponibilidad de sustrato y presas (Burger *et al.* 1977) y no todas las especies se ven afectadas igual por estas fluctuaciones (Araya 2005). Esto puede generar que las aves se agreguen o dispersen a la hora de forrajear (Kushlan 1979), debido a características propias de su comportamiento (Spaans 1978).

Son pocos los estudios sobre la avifauna asociada a los manglares y playas lodosas de la costa pacífica costarricense. En el Golfo de Nicoya, Pacífico Norte, se han realizado trabajos sobre el uso del hábitat (Alvarado y Moreno 2001), sobre las variaciones en abundancia (Barrantes y Pereira 1992) y sobre la dieta el comportamiento de forrajeo de estas aves (Pereira 1990). Por otra parte, en el pacífico sur se ha estudiado el uso del hábitat y el éxito de forrajeo (Aguilar y Ugalde 1995, Arguedas 2005) y el efecto del ciclo de marea sobre estas aves (Araya 2005). Sin embargo, sobre el comportamiento de agregación y el efecto de la marea a lo largo del día no se han realizado estudios.

Por lo tanto, esta investigación pretendió determinar las variaciones en abundancias a lo largo del día de la avifauna que forrajea en una playa lodosa intermareal del Pacífico Sur costarricense. De igual forma, se pretende determinar si las especies que forrajean ahí tienen preferencia por hacerlo en un sustrato determinado. Y señalar si éstas especies realizan el forrajeo en solitario o en grupos, y de ser así, describir la composición de estos grupos.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en el Manglar Llano Bonito (08°38'56"N; 083°11'02"O) Golfito, Puntarenas, Costa Rica. El sitio es una playa plana y lodoso que queda expuesta durante la mareas bajas semidiurnas, rodeada de parches de manglar y asentamientos humanos. Se muestreó durante once días entre el 19 de enero y el 5 de febrero del 2008. Los muestreos se realizaron dos horas antes hasta dos horas después del pico de marea baja. Se recorrió un transecto paralelo a la línea de marea de ~100m de longitud, durante 20 minutos con intervalos de descanso de 10 min. En cada recorrido se registró el número de individuos por especie vistos forrajeando en la zona intermareal, usando binoculares 8x36. En total se realizaron 70 transectos de muestreo, distribuidos en 13 horas del día, de las 5 a las 17 hrs. Además, en cada transecto se registró la temperatura del aire, el agua y el lodo en un mismo punto para determinar si estos factores influyen en la abundancia de las aves.

Para los últimos siete días de la investigación se registró, además del número de individuos por especie visto, si éstos se encontraban forrajeando solos o en grupo. Si forrajearon en grupos se registraron las especies y la abundancia de las aves que lo formaban. Además, se registró el tipo de sustrato en el que se encontraban forrajeando. Para esto se dividió la zona en cinco diferentes tipos de sustratos: lodoso (sustrato suave constituido por partículas finas de sedimento, principalmente limo), línea de marea (constituido por el sustrato lodoso cubierto por una porción de agua de mar), rocoso (sustrato constituido por rocas, arena y demás partículas gruesas de sedimento), río (constituido por las corrientes salientes al mar de agua dulce) y orilla de río (constituido por los alrededores de dichas salientes). También se registró el porcentaje disponible de cada sustrato por día.

La abundancia promedio de individuos se comparó con la hora del día mediante un Análisis de Varianza (ANDEVA). Se realizó este mismo análisis para las nueve especies más comunes (aquellas cuyas abundancias totales en el tiempo de estudio superó los 200 registros). Esto con el fin de identificar si la abundancia de las aves varió a lo largo del día en el período de estudio. También se realizó una regresión lineal comparando el promedio por hora de las temperaturas y la altura de la marea contra el número total de individuos. Además, estas variables ambientales se compararon contra la hora del día mediante un ANDEVA, para identificar si variaron durante el período de estudio.

Para identificar la preferencia en el uso de sustrato se realizó una prueba de chi-cuadrado por especie. Además, se calculó el índice de similitud de Morisita -modificado por Horn- (Krebs 1999), para identificar las semejanzas en la composición de especies presentes en los sustratos, y las semejanzas en el uso de sustratos por parte de las especies, y con esto se realizaron análisis de grupo con el método de unión simple.

Para analizar el comportamiento de las especies en el forrajeo en grupo o solitario primero se calculó la tasa de forrajeo en grupo (TFG), que es la razón entre el número de individuos registrados forrajeando en algún grupo dividido entre el número total de observación para esa especie. Además, se realizaron chi-cuadrados de independencia para analizar si dichas especies tienen una preferencia por forrajear en grupo o en solitario. Se calculó el índice de Morisita para identificar patrones de agrupamiento entre especies a la hora de forrajear, y se hizo un análisis de grupo con el método de unión simple. Por último, se realizaron chi-cuadrados para aquellas especies que mostraron preferencia por forrajear en grupos, para identificar las preferencias en la composición de los grupos de forrajeo de estas especies.

Resultados

En total, se obtuvieron 5731 registros de aves, pertenecientes a 7 familias y 21 especies. (Cuadro 1). Las especies más comunes fueron *Egretta caerulea*, *Calidris mauri*, *Actitis macularia*, *Tringa semipalmata*, *Arenaria interpes* y *Eudocimus albus*, con 76% del total de observaciones. Las especies menos registradas fueron *Coragyps atratus*, *Larus atricilla*, *Linmodromus grisseus*, *Ardea herodias* y *Calidris alba*, con sólo 1% de los registros totales (Cuadro 1).

La abundancia total de individuos tuvo valores máximos en horas tempranas de la mañana (entre las 7 y 8 hrs) y una marcada disminución en horas de la tarde, de las 14 a las 17hrs ($F_{12/57}=3.66$, $p<0.001$, fig. 1). Las 9 especies más abundantes (las cuales representan el 87% de la abundancia total registrada) también fueron más abundantes en horas de la mañana y disminuyeron en horas de la tarde: *E. caerulea* ($F_{12/57}=2.84$, $p=0.004$), *T. semipalmata* ($F_{12/57}=2.64$, $p=0.007$), *Butorides virescens* ($F_{12/57}=4.49$, $p<0.001$), *C. mauri* ($F_{12/57}=2.48$, $p=0.004$), *Egretta tricolor* ($F_{12/57}=1.94$, $p=0.049$) y *E. albus*

($F_{12/57}=3.49$, $p=0.001$) Por otra parte, la abundancia de *A. macularia* ($F_{12/57}=1.12$, $p=0.366$), *A. interpes* ($F_{12/57}=1.41$, $p=0.190$) y *Charadrius semipalmatus* ($F_{12/57}=1.85$, $p=0.062$) fue igual y relativamente constante a lo largo del día (fig. 2).

En cuanto a los factores ambientales, la altura de la marea tuvo valores bajos entre las 9 y 12 hrs, y valores altos entre las 14 y 17 hrs (fig. 3A). Mientras que las tres temperaturas tuvieron picos de máxima abundancia entre las 10 y las 13hrs (fig. 3B a 3D). Pese a esto, sólo la altura de la marea tuvo una correlación negativa con la abundancia total de individuos a lo largo del día. A medida que aumenta la altura de la marea, disminuye la abundancia promedio de aves (fig. 4A). Por otra parte, ni las temperaturas del aire, agua ni lodo presentaron correlación de ningún tipo con la abundancia de aves (fig. 4B a 4D).

Se determinó que el sustrato más disponible fue el lodoso ($F_{4/25}=109.7$, $p<0.001$), seguido de la línea de marea y el rocoso (fig. 5). Además, el sustrato lodoso fue el más variable en su disponibilidad, pues tuvo la mayor desviación estándar (fig. 5).

El sustrato más utilizado fue el lodoso, con 2437 registros de 17 especies, seguido por el sustrato de línea de marea con 524 registros de 12 especies y el rocoso con 391 registros de 13 especies (Cuadro 1). Seis especies fueron registradas utilizando los 5 sustratos disponibles. Por otra parte *A. herodias* sólo fue registrada utilizando el sustrato de línea de marea y *C. atratus* fue vista únicamente en el sustrato rocoso (Cuadro 1). Para el análisis por especies se encontró que el sustrato más preferido fue el lodoso, con 12 especies prefiriéndolo (Cuadro 1): *A. macularia* ($\chi^2=162$, $gl=4$, $p<0.001$), *B. virescens* ($\chi^2=15$, $gl=4$, $p=0.004$), *C. mauri* ($\chi^2=141$, $gl=4$, $p<0.001$), *C. semipalmatus* ($\chi^2=42$, $gl=4$, $p<0.001$), *C. wilsonia* ($\chi^2=18$, $gl=4$, $p=0.001$), *E. caerulea* ($\chi^2=323$, $gl=4$, $p<0.001$), *Egretta thula* ($\chi^2=100$, $gl=4$, $p<0.001$), *E. albus* ($\chi^2=100$, $gl=4$, $p<0.001$), *Numenius phaeopus* ($\chi^2=25$, $gl=4$, $p<0.001$), *Pluvialis squatarola* ($\chi^2=10$, $gl=4$, $p=0.035$), *T. semipalmata* ($\chi^2=95$, $gl=4$, $p<0.001$) y *Tringa flavipes* ($\chi^2=15$, $gl=4$, $p=0.005$). El sustrato de la línea de marea fue preferido por tres especies *Ardea alba* ($\chi^2=257$, $gl=4$, $p<0.001$), *A. herodias* ($\chi^2=30$, $gl=4$, $p<0.001$) y *E. tricolor* ($\chi^2=240$, $gl=4$, $p<0.001$). Otras tres especies mostraron preferencia por el uso del sustrato rocoso: *A. interpes* ($\chi^2=884$, $gl=4$, $p<0.001$), *C. atratus* ($\chi^2=128$, $gl=4$, $p<0.001$) y *Quiscalus mexicanus* ($\chi^2=377$, $gl=4$, $p<0.001$). Por último, para *L. atricilla* no se encontró preferencia por ningún tipo de sustrato ($\chi^2=4$, $gl=4$, $p=0.343$). *A. macularia* y *E. caerulea* además de sus preferencias, se les registró utilizando otros sustratos con bastante frecuencia (Cuadro 1).

En cuanto a la similitud en la presencia de especies por sustrato, el sustrato rocoso y la orilla del río son los más semejantes en su composición (fig. 6). Y estos dos sustratos son muy diferentes en su composición a los sustratos de río, línea de marea y lodoso, siendo éstos dos últimos muy semejantes.

En cuanto al agrupamiento de las especies según el uso de sustrato se pueden distinguir 5 grupos de especies (Fig. 7). El primer grupo consta de *C. mauri*, *T. semipalmata*, *C. wilsonia*, *N. phaeopus*, *E. albus* y *P. squatarola* quienes prefieren el sustrato lodoso, pero además es común que forrajeen en otros sustratos (Cuadro 1). Otro grupo es el compuesto por *B. virescens*, *E. caerulea* y *E. thula*, los cuales aunque prefieren el sustrato lodoso también forrajearon bastante en la línea de marea (Cuadro 1). Un tercer grupo, compuesto por *A. macularia* y *C. semipalmatus* quienes prefieren el sustrato lodoso y forrajearon bastante en el sustrato rocoso (Cuadro 1). Cercano a estos grupos, el par de *A. alba* y *A. herodias* mostraron una preferencia clara y específica por forrajear en la línea de marea. Por último, se encuentra el grupo formado por aquella especies que presentaron una preferencia por forrajear en el sustrato rocoso (Cuadro 1), es decir *A. interpes*, *C. atratus* y *Q. mexicanus* (fig. 7).

En cuanto al comportamiento de forrajeo, se observó que nueve especies tienen una preferencia por forrajear en solitario y seis especies no mostraron preferencias por forrajear en solitario ni en grupo (Cuadro 2). Aunque no tuvieron preferencia por algún comportamiento, fue particularmente común observar a *E. thula* y *T. flavipes* forrajeando en grupos (Cuadro 2). Por último, cuatro especies mostraron preferencia por forrajear en grupo (Cuadro 2). Para estas especies, se encontró que presentan un patrón de agrupamiento definido. *A. interpes* ($\chi^2=16.4$; $gl=1$; $p<0.001$) y *C. mauri* ($\chi^2=63.9$; $gl=1$; $p<0.001$) prefieren formar grupos de forrajeo con individuos de su misma especie. *T. semipalmata* ($\chi^2=1.92$; $gl=1$; $p=0.16$) no presenta preferencias en la composición de sus grupos de forrajeo, y lo hace tanto con individuos de su propia especie como de otras especies. Y *E. albus* ($\chi^2=147.7$; $gl=1$; $p<0.001$) prefiere forrajear con otras especies (Cuadro 3). Las especies que más fueron registradas forrajeando juntas fueron *E. albus* con *E. caerulea* y con *E. thula*; además fue común observar a *A. macularia* junto con *A. interpes* y junto a *C. mauri* (Cuadro 3). *E. caerulea* y *E. thula* fueron vistas numerosas veces forrajeando en grupo.

Se observaron 3 tendencias principales en el agrupamiento de las especies para forrajear (fig. 8). El grupo más estrecho es aquel compuesto por las especies de garzas (Ardeidae) y el ibis (*E. albus*). Un segundo grupo constituido por *N. phaeopus* y *T. semipalmata*. Por último, un grupo compuesto por los escolopácidos y carádridos pequeños, como los *Charadrius* sp., *C. mauri*, *A. macularia* y *A. interpes*. Las otras tres especies, *T. flavipes*, *Q. mexicanus* y *L. atricilla* no presentaron tendencia en el agrupamiento a la hora de forrajear (fig. 8).

Discusión

Las variaciones en abundancia observadas para el número de individuos totales (fig. 1) puede deberse a una mezcla de factores sobre todo ambientales y del comportamiento de alimentación de estas aves limícolas. Se observó que la altura de la marea tiene una relación clara con las variaciones en abundancia (fig. 4). Conforme la altura de la marea baja es menor, existe mayor disponibilidad de sustratos, principalmente el sustrato lodoso, el cual fue el más variable en su disposición (fig. 5) y el más usado (Cuadro 1). Por lo tanto, este sustrato lodoso es el que tiene mayor influencia en las variaciones en la abundancia de los individuos. Aunque se observa una disminución en la abundancia en horas del medio día, esto puede ser relacionado con un ligero aumento en las temperaturas a esas horas (fig. 3), aunque este efecto puede no tener mucho peso, ya que estas aves dependen de la disponibilidad de sustratos para forrajear, y son especies adaptadas a forrajear inclusive a altas temperaturas (Ribeiro *et al.* 2004).

Además, *A. herodias*, *C. atratus*, *P. squatarola* y *T. flavipes* no fueron registradas en horas de la tarde, posiblemente porque tienen preferencias por ciertas horas para forrajear o inclusive forrajean en otros lugares en horas de la tarde (Ribeiro *et al.* 2004). Por otro lado, como las mareas bajas son semidiurnas, los días en que hay dos mareas bajas entre las 5 y las 17 hrs es posible que estas aves limícolas se alimenten en la primera marea del día (en horas de la mañana). En horas de la tarde se alejan de los sitios de alimentación para dirigirse a los sitios de descanso (Iron 1998). Esto puede generar la disminución en el número total de individuos en horas de la tarde. Por otra parte, factores climáticos también pueden tener su peso en estas variaciones, era frecuente observar considerable nubosidad e inclusive lluvia en horas de la tarde (obs. pers.), y se sabe que estas aves pueden cesar su actividad de forrajeo bajo estas condiciones climáticas (Ramo y Busto 1993).

El hecho de que tres especies comunes (*A. macularia*, *A. interpes* y *C. semipalmatus*) no variaron su abundancia a lo largo del día y más bien ésta se mantuvo

constantes (fig. 2) se puede deber a que explotan sustratos que no varían tanto (Araya 2005). *A. interpes* prefirió el sustrato rocoso, el cual fluctúa menos en abundancia y como es el que se encuentra más distal a la línea de marea, se puede decir que es el que se encuentra disponible más tiempo. Además, esta especie se caracteriza por levantar piedras y otros objetos en busca de alimento (Fleischer 1983). *A. macularia* es una especie muy distribuida y generalista en cuanto al uso de sustrato y consumo de presas (Spaans 1978), por lo que aunque haya mostrado una preferencia por el sustrato lodoso, también se le encuentra bastante en otros sustratos (Cuadro 1). Situación similar puede estar ocurriendo con *C. semipalmatus*, de quien se sabe que tiene preferencias por varios sustratos (Burger *et al.* 1977), aunque en este caso mostró una preferencia por el sustrato lodoso.

Se demostró que el sustrato más preferido por las aves fue el lodoso (Cuadro 1) debido quizá a que además de ser el más abundante (fig. 5) y más disponible, es el que presenta más cantidad y diversidad de presas (Quammen 1984, Withers y Chapman 1993). Además, es un sustrato aprovechado por especies muy diferentes en su morfología, dietas y comportamiento. Por otra parte, es posible que el sustrato de línea de marea fuera preferido sólo por tres especies de garzas, pues son éstas las que están mejor adaptadas para pescar en estas áreas gracias a sus largas patas y movimientos sigilosos (Custer y Osborn 1978, Ramo y Busto 1993, Custer *et al.* 2004) y es este sustrato el que cuenta con mayor cantidad de peces. El sustrato rocoso fue preferido además de *A. interpes* (mencionado arriba), por *Q. mexicanus* y *C. atratus* quizá porque son especies no propias a estos ambientes de playas lodosas, sino más bien son generalistas (Stiles y Skutch 2003), y la forma de sus patas y su pico les favorece forrajear más en este sustrato rocoso. Además, es este sustrato, y particularmente en esta localidad, se encuentran más objetos propios de su dieta, como desechos orgánicos y basura (Chávez *et al.* 2005). Por lo tanto, los sustratos preferidos (lodoso, línea de marea y rocoso) son aquellos que tienen mayor abundancia, mayor disponibilidad y diversidad de presas y son los más accesibles morfológicamente para las aves.

La fig. 6 muestra que existe un patrón en los sustratos basado en la composición de especies. Esto por que especies con hábitos similares explotan los mismos sustratos (Quammen 1984, O'Brien *et al.* 2006). Los sustratos de orilla de río y rocoso son utilizados principalmente por los carádridos y escolopácidos pequeños (Cuadro 1), y los otros tres sustratos son usados por las demás especies, y principalmente son lo que usan las garzas (Ardeidae).

En cuanto al comportamiento de forrajeo, se observó que más especies tienen preferencia por forrajear en solitario (Cuadro 2), y para esas nueve especies los resultados son congruentes a lo reportado para ellas en la literatura (Spaans 1978, Irons 1998, Arguedas 2005). Este tipo de preferencia puede deberse a la protección de territorios de alimentación (Ridgely y Gwynne 1993) o el esparcimiento de los individuos con vistas a aprovechar mejor el recurso (Ribeiro *et al.* 2004). Seis especies no mostraron preferencias en forrajear en grupo o solitarios debido quizá a que son especies que pueden presentar ambos comportamientos, como *C. atratus*. Para *A. herodias* se conoce que tiene una preferencia a forrajear en solitario (Custer *et al.* 2004), y otras especies como *E. thula*, *T. flavipes* y *Q. mexicanus* pueden forrajear en solitario o en grupo (Spaans 1978, Ramo y Busto 1993, Strong *et al.* 1997). Por lo que el tamaño de muestra o el sesgo de observación pudieron generar que no se encontraran patrones.

Las especies que mostraron una preferencia a forrajear en grupo muestran patrones distintos de agrupamiento. *A. interpes* y *C. mauri*, las cuales presentan una preferencia clara a forrajear en grupos intraespecíficos (Cuadro 3). Estas dos especies

forman grandes bandadas de forrajeo (Fleischer 1983, Stiles y Skutch 2003), y se ha sugerido que estas bandadas sirven como centros de información para hallar los recursos (Custer y Osborne 1978), o la protección que el grupo les brinde. *T. semipalmata* no mostró preferencia en cuantos a sus grupos de forrajeo, y se sabe que puede formar grandes bandadas de forrajeo con diferentes especies de diversos tamaños y costumbres (Cuadro 3), incluida ella misma (Stenzel *et al.* 1976, Ridgely y Gwynne 1993). Por último, *E. albus* prefiere forrajear con especies como *E. thula*, *E. caerulea* e inclusive con ella misma. Se ha sugerido que el agregarse para forrajear de la forme en que se le observó puede ayudar a *E. albus* a disminuir el tiempo que dura encontrando parches de alimento y además, le permite aprovechar mejor los recursos y adaptarse a un ambiente cambiante (Kushlan 1979). Erwin (1983) estudió que *Plegadis falcinellus* (un tipo de ibis) forma grupos de forrajeo con garzas como *E. thula* y *E. caerulea*. Esto quizá por sus técnicas diferentes de forrajeo, ya que el ibis es un depredador táctil, no visual como las garzas, mete el pico abierto en el lodo para probar y así capturar a sus presas. Por lo que el ibis espanta y hace disponibles los peces que estas garzas comen. Entonces la especialización en los hábitos de forrajeo basados en el tamaño de la presa, el tamaño del ave y su pico, pueden servir de mecanismos que reducen la competencia entre estas especies (Quammen 1984, Ramo y Busto 1993).

En cuanto al agrupamiento de las especies a la hora de forrajear (fig. 8), se observa un patrón similar al agrupamiento en el uso de sustrato (fig.7) con explicaciones morfológicas y filogenéticas. Especies de garzas y el ibis tienden a agruparse para forrajear debido a que explotan sustratos en común, como el lodo, las quebradas y la línea de marea. Además, pueden aprovechar un mismo tipo y tamaño de presa, sobre todo moluscos y peces pequeños. Situación similar puede estar ocurriendo para los escolopácidos y carádridos pequeños.

Es importante evaluar las diferentes amenazas que enfrentan las aves limícolas en estos ambientes. Se sabe que la destrucción de parches de manglar, así como la excesiva contaminación por desechos sólidos, químicos vertidos al agua y el arrastre de sedimentos puede causar el descenso en las poblaciones de algunas de estas especies e inclusive su desaparición (Chávez *et al.* 2005). Dichas situaciones se han vivido en este manglar de Golfito, pues es un sitio muy intervenido y afectado por las actividades humanas. Por ejemplo, en esta investigación no se registró a la espátula rosada (*Platelia ajaja*), y en esa misma zona, en el 2005 se registraron abundancias de 0.73 individuos por día (Araya 2005, Arguedas 2005). Se sabe que *P. ajaja* es una especie particularmente susceptible a la contaminación y destrucción del hábitat (Ridgely y Gwynne 1993, Alvarado 2006). Es posible que los factores mencionados hayan influido en esta y otras especies. Además, la construcción de una marina a menos de un kilómetro de esta playa lodosa puede traer grandes efectos sobre estas aves. Es importante considerar estos ambientes y sus comunidades en los planes de manejo y el en desarrollo del turismo ecológico que se pretende para la zona.

Como conclusión, la abundancia de las aves limícolas varió debido a que varió la disponibilidad del sustrato, principalmente el lodoso, el más usado y más preferido por las aves. Además, no todas las aves son afectadas por los ciclos de marea por igual. Como en el caso de *A. interpes* cuya abundancia no varió, debido a que explota un sustrato más constante, como lo es el rocoso. Por otra parte, según sean los hábitos alimenticios y morfologías, ciertas aves prefieren forrajear en el sustrato rocoso o la línea de marea. Esporádicamente, especies se pueden agrupar para forrajear según semejanzas en tamaños, hábitos, uso de sustrato y filogenia. Aunque lo más común es forrajear en solitario.

Agradecimientos

A Luis Andrés Sandoval por la valiosa ayuda brindada en el diseño del proyecto, el análisis estadístico y las revisiones del borrador de este trabajo. A Federico Bolaños por la ayuda y sugerencias con el análisis de los datos. A Gilbert Barrantes, Erick Fuchs, Eduardo Chacón y Sofía Rodríguez por los comentarios en el diseño experimental del trabajo. A la Escuela de Biología, la UCR en Golfito, el grupo de estudiantes y a todas las personas que hicieron el curso posible. Y a Juan Carlos Vargas por las fotos para la presentación.

Bibliografía

- Aguilar, F. y C. Ugalde. 1995. Comparación del éxito de forrajeo y ocupación del hábitat de tres especies de garza en el manglar de Golfito, Puntarenas. En: F. Bolaños y D. Briceño (eds.). Curso Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. Pp 40-45. (Mimeografiado)
- Alvarado, G. y L. Moreno. 2001. Abundancia de especies y uso de salinas por aves acuáticas. *Brenesia* 55-56:123-134
- Alvarado, G. 2006. Aves Acuáticas en Costa Rica. Museo Nacional de Costa Rica. 77p. (mimeografiado)
- Araya, Y. 2005. Efecto del ciclo de marea en la composición de aves en la zona intermareal del manglar Llano Bonito. En: Bolaños, F y R. Cordero (eds). Curso Biología de Campo. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología. Pp 3-8. (Mimeografiado)
- Arguedas, V. 2005. Uso de hábitat y técnicas de forrajeo de las aves de un manglar. En: Bolaños, F y R. Cordero (eds). Curso Biología de Campo. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología. Pp 121-132. (Mimeografiado)
- Barrantes, G. y A. Pereira. 1992. Abundancia y fluctuaciones de aves limícolas (Charadriiformes) en una playa fangosa de Chomes, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 40:303-307
- Burger, J., Howe, M.A., Hahn, D.C. y Chase, J. 1977. Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migrating shorebirds. *Auk* 94: 743-758
- Chávez, J. G. Barrantes y A. Pereira. 2005. La Avifauna de Golfito. En: Bolaños, F. y J. Lobo (eds.) Historia Natural de Golfito, Costa Rica. Editorial INBio. Heredia, Costa Rica. Pp. 215-228.
- Custer, T. W. y R. G. Osborn. 1978. Feeding Habitat use by colonialy-breeding herons, egrets and ibises in North Carolina. *The Auk* 95: 733-743
- Custer, C., S. Suárez y D. Olsen. 2004. Feeding habitat characteristics of the great blue heron and great egret nesting along the upper Mississippi River, 1995-1998. *Waterbirds* 27(4): 454-468
- Erwin, M. 1983. Feeding Habitats of Nesting Wading Birds: Spatial Use and Social Influences. *The Auk* 100 (4): 960-970
- Fleischer, R. C. 1983. Relationships between tidal oscillations and ruddy turnstone flocking, foraging, and vigilance behavior. *The Condor* 85:22-29
- Irons, D. 1998. Foraging area fidelity of individual seabirds in relation to tidal cycles and flock feeding. *Ecology* 79 (2): 647-655

- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. 2a ed. Addison-Welsey Educational Publishers, Inc. EEUU. 620 p.
- Kushlan, J. 1979. Feeding ecology and prey selection in the White Ibis. *Condor* 81: 376-389
- O'Brien, M., R. Crossley y K. Karlson. 2006. *The Shorebird Guide*. Houghton Mifflin Books. New York, EEUU. 477p.
- Pereira, A. 1990. *Ecología de la alimentación de los correlimos (Aves: Scolopacidae) de una playa fangosa del Golfo de Nicoya, Costa Rica*. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 92 p.
- Quammen, M. L. 1982. Influence of subtle substrate differences on feeding by shorebirds on intertidal mudflats. *Marine Biology* 71:339-343
- Quammen, M. L. 1984. Predation by shorebirds, fish, and crabs on invertebrates in intertidal mudflats: an experimental test. *Ecology* 65:529-537
- Ramo, C. y B. Busto. 1993. Resource use by herons in a Yucatán wetland during the breeding season. *Wilson Bulletin* 105 (4): 573-586
- Ribeiro, P., O. Iribarne, D. Navarro y L. Jáuregui. 2004. Environmental heterogeneity, spatial segregation of prey, and the utilization of southwest Atlantic mudflats by migratory shorebirds. *Ibis* 146: 672-682
- Ridgely, R. S. y J. A. Gwynne. 1993. *Aves de Panamá, incluyendo Costa Rica, Nicaragua y Honduras*. J. De Diego (Trad.). Asociación Nacional para la Conservación de la Naturaleza, ANCON. Ciudad de Panamá, Panamá. 614p.
- Spaans, A. 1978. Status and numerical fluctuations of some north american waders along the Surinam coast. *Wilson Bulletin* 90 (1): 60-83
- Stenzel, L., H. Huber y G. Page. 1976. Feeding behavior and diet of the long-billed curlew and willet. *Wilson Bulletin* 88 (2): 87-96
- Stiles, F. G. y A. F. Skutch. 2003. *Guía de Aves de Costa Rica*. 3era edición. L. Roselli (Trad.). INBio. Heredia, Costa Rica. 680p.
- Strong, A., G. Bancroft y S. Jewell. 1997. Hydrological Constraints on Tricolored Heron and Snowy Egret resource use. *Condor* 99 (4): 79-85
- Withers, K. y B. R. Chapman. 1993. Seasonal abundance and habitat use of shorebirds on an Oso Bay mudflat, Corpus Christi Texas. *Journal of Field Ornithology* 64: 382-392

Cuadro 1. Promedio de individuos \pm desviación estándar (y número de individuos) por especie según el tipo de sustrato utilizado en una playa lodosa de Golfito. "Sin registro" se refiere a los datos de 4 cuatro días de la investigación donde sólo se registro la abundancia de las especies.

Taxa	Sustrato					
	Línea de Marea	Lodoso	Orilla de Río	Río	Rocoso	Sin registro
Ardeidae						
<i>Ardea alba</i>	0.4 \pm 0.13 (43)			0.38 \pm 0.92 (12)		0.37 \pm 0.11 (38)
<i>Ardea herodias</i>	0.26 \pm 0.19 (5)					0.28 \pm 0.38 (12)
<i>Butorides virescens</i>	0.44 \pm 0.89 (37)	0.42 \pm 0.15 (114)	0.45 \pm 0.19 (5)	0.47 \pm 0.64 (3)	0.34 \pm 0.83 (9)	0.39 \pm 0.14 (100)
<i>Egretta caerulea</i>	0.47 \pm 0.16 (311)	0.46 \pm 0.11 (704)	0.45 \pm 0.88 (8)	0.4 \pm 0.11 (30)	0.28 \pm 0.25 (3)	0.37 \pm 0.19 (525)
<i>Egretta thula</i>	0.49 \pm 0.97 (6)	0.37 \pm 0.13 (45)	0.46 \pm 0.83 (5)	0.37 \pm 0.98 (18)	0.28 \pm 0.29 (2)	0.36 \pm 0.11 (35)
<i>Egretta tricolor</i>	0.35 \pm 0.15 (68)	0.36 \pm 0.12 (51)	0.49 \pm 0.25 (3)	0.4 \pm 0.95 (27)		0.35 \pm 0.13 (62)
Threskiornitidae						
<i>Eudocimus albus</i>	0.47 \pm 0.40 (4)	0.46 \pm 0.11 (268)	0.50 \pm 0.39 (8)	0.29 \pm 0.65 (11)	0.29 \pm 0.34 (4)	0.33 \pm 0.13 (195)
Cathartidae						
<i>Coragyps atratus</i>					0.49 \pm 0.94 (15)	0.33 \pm 0.00 (3)
Charadriidae						
<i>Charadrius semipalmatus</i>		0.36 \pm 0.12 (80)	0.5 \pm 0.18 (11)		0.42 \pm 0.16 (28)	0.35 \pm 0.89 (84)
<i>Charadrius wilsonia</i>		0.43 \pm 0.11 (36)	0.46 \pm 0.47 (8)		0.39 \pm 0.20 (4)	0.38 \pm 0.16 (55)
<i>Pluvialis squatarola</i>		0.34 \pm 0.94 (22)	0 (0)	0.29 \pm 0.0 (1)		0.37 \pm 0.70 (27)
Scolopacidae						
<i>Actitis macularia</i>	0.45 \pm 0.15 (10)	0.42 \pm 0.13 (189)	0.44 \pm 0.90 (54)	0.28 \pm 0.25 (3)	0.47 \pm 0.12 (84)	0.36 \pm 0.13 (205)
<i>Arenaria interpres</i>	0 (0)	0.42 \pm 0.12 (56)	0.43 \pm 0.12 (85)	0.45 \pm 0.13 (7)	0.42 \pm 0.13 (159)	0.34 \pm 0.13 (140)
<i>Calidris alba</i>						0.29 \pm 0.00 (3)
<i>Calidris mauri</i>	0.39 \pm 0.52 (15)	0.35 \pm 0.99 (463)	0.45 \pm 0.81 (20)	0.38 \pm 0.0 (1)	0.48 \pm 0.16 (15)	0.36 \pm 0.76 (270)
<i>Limnodromus griseus</i>						0.25 \pm 0.00 (1)
<i>Numenius phaeopus</i>	0.42 \pm 0.18 (4)	0.43 \pm 0.18 (76)	0.48 \pm 0.29 (2)		0.58 \pm 0.00 (1)	0.42 \pm 0.13 (43)

Taxa	Sustrato					
	Línea de Marea	Lodoso	Orilla de Río	Río	Rocoso	Sin registro
<i>Tringa flavipes</i>		0.33 ±	0.46 ± 0.00	0.45 ±	0.46 ± 0.00	0.36 ± 0.82
	0	0.14 (27)	(2)	0.14 (4)	(1)	(17)
<i>Tringa semipalmata</i>	0.38 ±	0.36 ±	0.39 ± 0.15	0.34 ±		0.33 ± 0.12
	0.11 (19)	0.13 (290)	(5)	0.40 (4)		(163)
Laridae						
<i>Larus atricilla</i>	0.63 ±	0.50 ±				0.27 ± 0.22
	0.00 (2)	0.00 (2)				(11)
Icteridae						
<i>Quiscalus</i>		0.39 ±	0.48 ± 0.97	0.34 ±	0.48 ± 0.14	0.43 ± 0.18
<i>mexicanus</i>		0.17 (14)	(8)	0.62 (4)	(66)	(41)

Cuadro 2. Número de individuos registrados forrajeando en grupo o en solitario y la tasa de forrajeo en grupo (TFG) para cada especie, según su preferencia. En una playa lodosa en Golfo. *= $p < 0.05$, ns= $p > 0.05$ y $gl=1$ para todos.

Especie	N	Solitario	En grupo	TFG	χ^2
Forrajeo en grupo					
<i>Arenaria interpes</i> *	307	30	277	0.9	102.92
<i>Calidris mauri</i> *	514	28	486	0.95	210.16
<i>Eudocimus albus</i> *	295	77	218	0.74	36.30
<i>Tringa semipalmata</i> *	318	113	205	0.64	84.15
Forrajeo en solitario					
<i>Actitis macularia</i> *	340	252	88	0.26	34.87
<i>Ardea alba</i> *	55	50	5	0.09	16.94
<i>Butorides virescens</i> *	168	162	6	0.04	67.11
<i>Charadrius semipalmatus</i> *	119	83	36	0.3	7.99
<i>Charadrius wilsonia</i> *	48	36	12	0.25	5.31
<i>Egretta caerulea</i> *	1056	754	302	0.29	84.15
<i>Egretta tricolor</i> *	149	108	41	0.28	13.81
<i>Numenius phaeopus</i> *	83	68	15	0.18	15.30
<i>Pluvialis squatarola</i> *	23	23	0	0.0	10.70
Sin preferencia					
<i>Ardea herodias</i> ^{ns}	5	5	0	0.0	2.33
<i>Coragyps atratus</i> ^{ns}	15	5	10	0.67	0.94
<i>Egretta thula</i> ^{ns}	76	31	45	0.59	1.61
<i>Larus atricilla</i> ^{ns}	4	0	4	1.0	2.05
<i>Quiscalus mexicanus</i> ^{ns}	92	56	36	0.39	1.68
<i>Tringa flavipes</i> ^{ns}	34	14	20	0.59	0.67

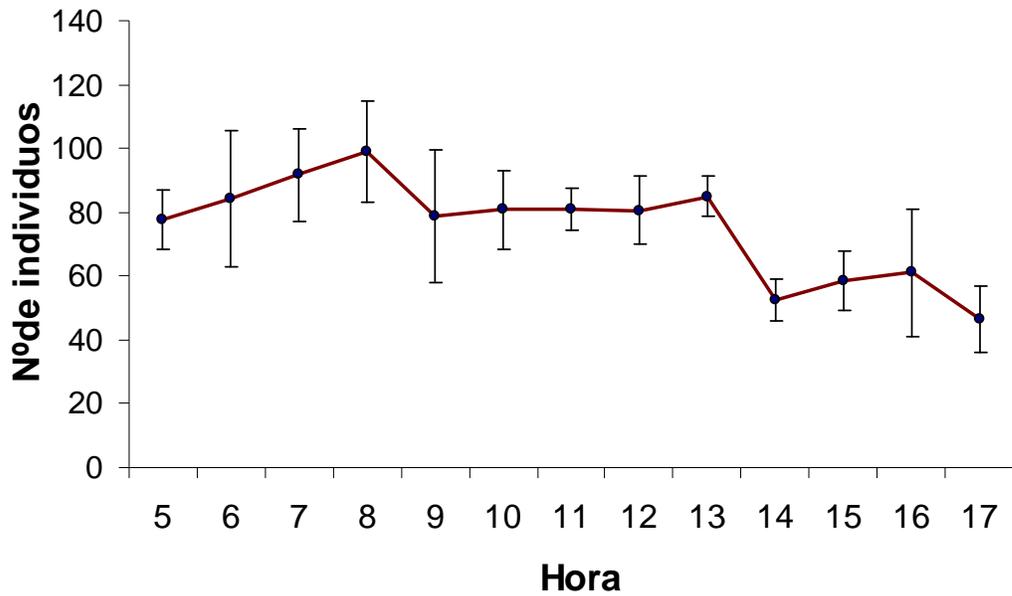


Fig. 1: Promedio (\pm desviación estándar) del número de individuos por hora del día, para aves limícolas presentes en una playa lodosa en Golfofito.

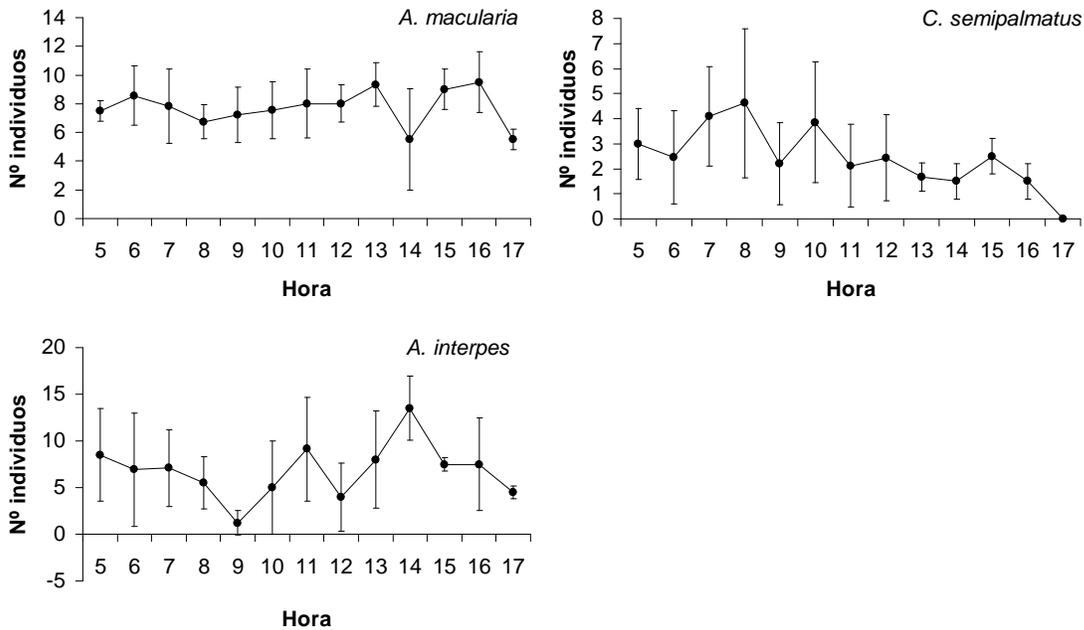


Fig. 2: Promedio (\pm desviación estándar) del número de individuos según la hora del día para las especies cuya abundancia no varió durante el tiempo de estudio. En una playa lodosa en Golfofito.

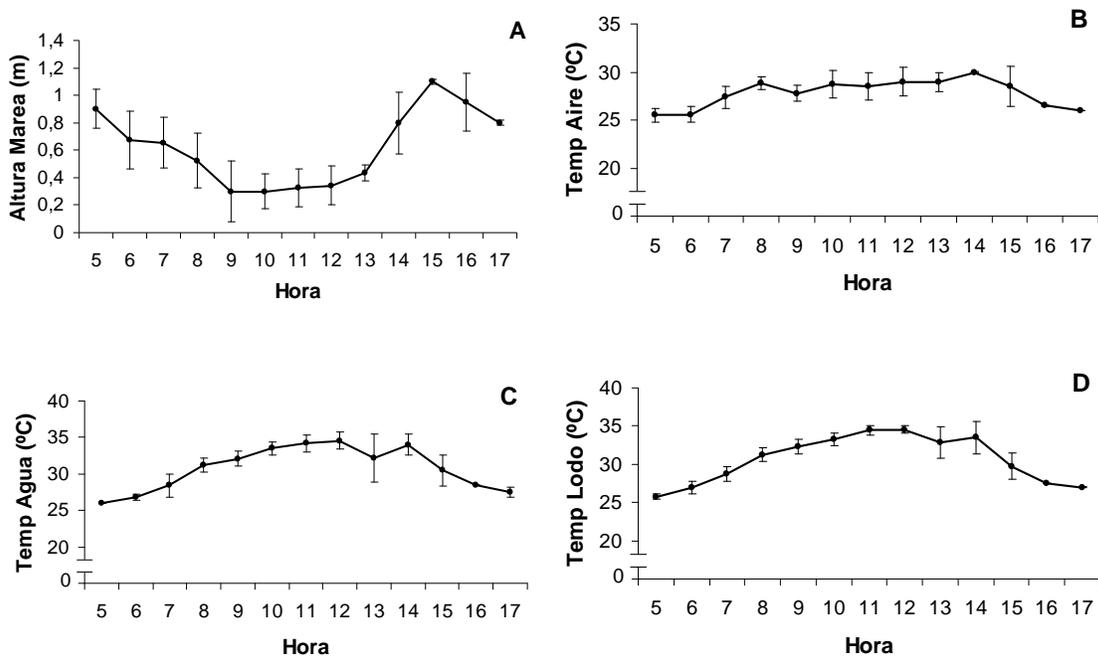


Fig. 3: Promedio (\pm desviación estándar) de las variables ambientales analizadas: A. altura de la marea ($F_{12/57}=8.14$, $p<0.001$), B. temperatura del aire ($F_{12/57}=7.82$, $p<0.001$), C. temperatura del agua ($F_{12/57}=32.98$, $p<0.001$), y D. temperatura del lodo ($F_{12/57}=57.18$, $p<0.001$). Esto para aves limícolas en una playa lodosa en Golfito.

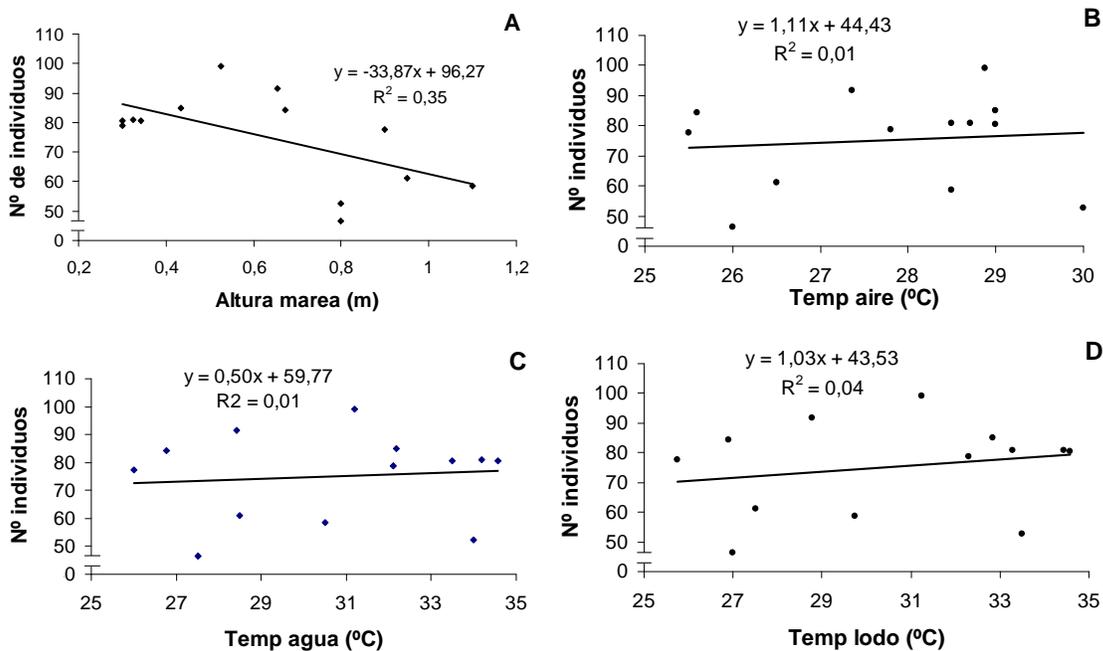


Fig. 4: Número promedio de individuos por hora según: A.) altura de la marea ($F_{1/68}=5.27$, $p=0.042$), B.) temperatura del aire ($F_{1/68}=0.65$, $p=0.80$), C.) temperatura del agua ($F_{1/68}=0.42$, $p=0.520$) y D.) temperatura del lodo ($F_{1/68}=0.062$, $p=0.80$). Esto para aves limícolas en una playa lodosa intermareal de Golfito.

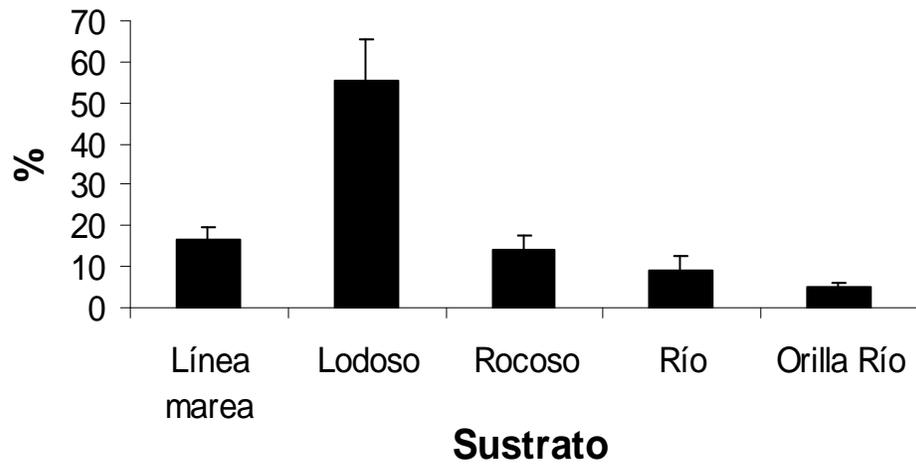


Fig. 5: Porcentaje promedio (\pm desviación estándar) de la disponibilidad de cada tipo de sustrato durante once días de muestreo en una playa lodosa en Golfito.

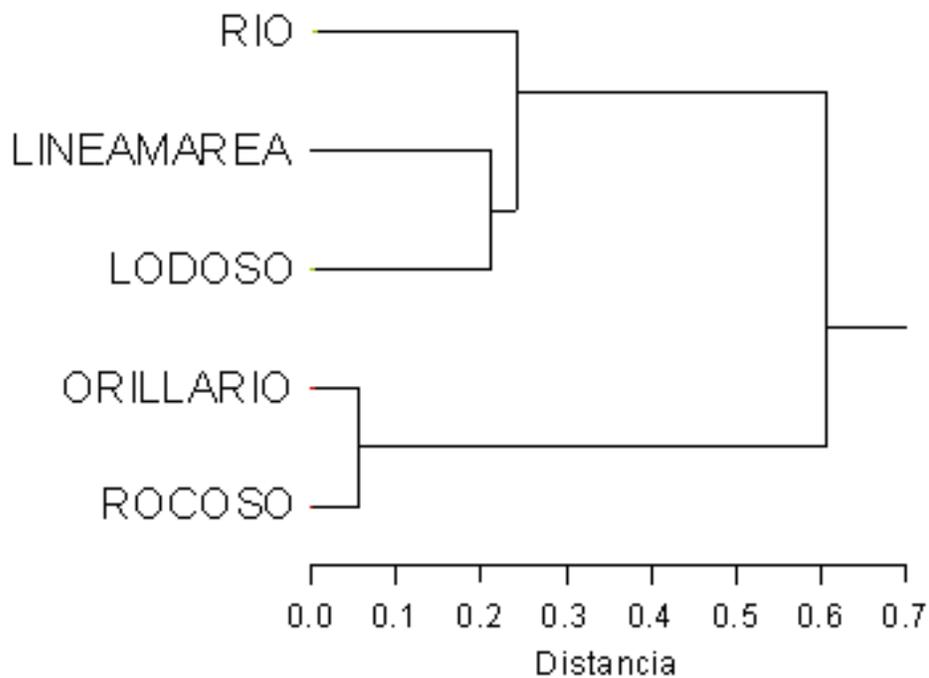


Fig. 6: Análisis de grupo basado en el índice de Morisita para la abundancia de especies según el sustrato utilizado en una playa lodosa. Golfito.

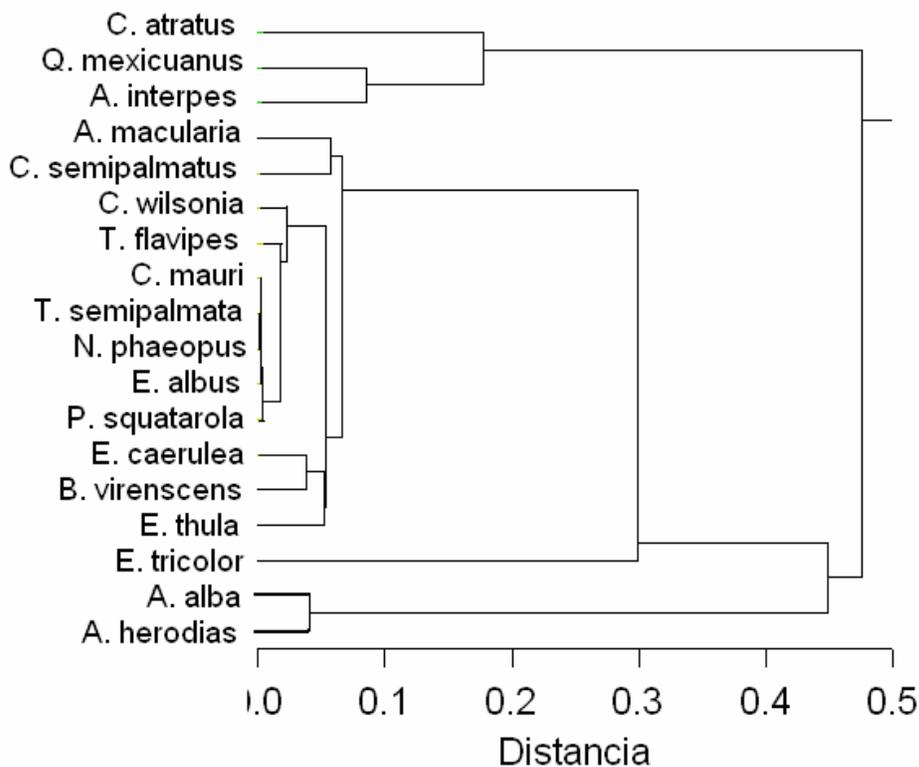


Fig. 7: Análisis de grupo basado en el índice de Morisita para el uso de sustrato para forrajear según especies; en una playa lodosa en Golfito.

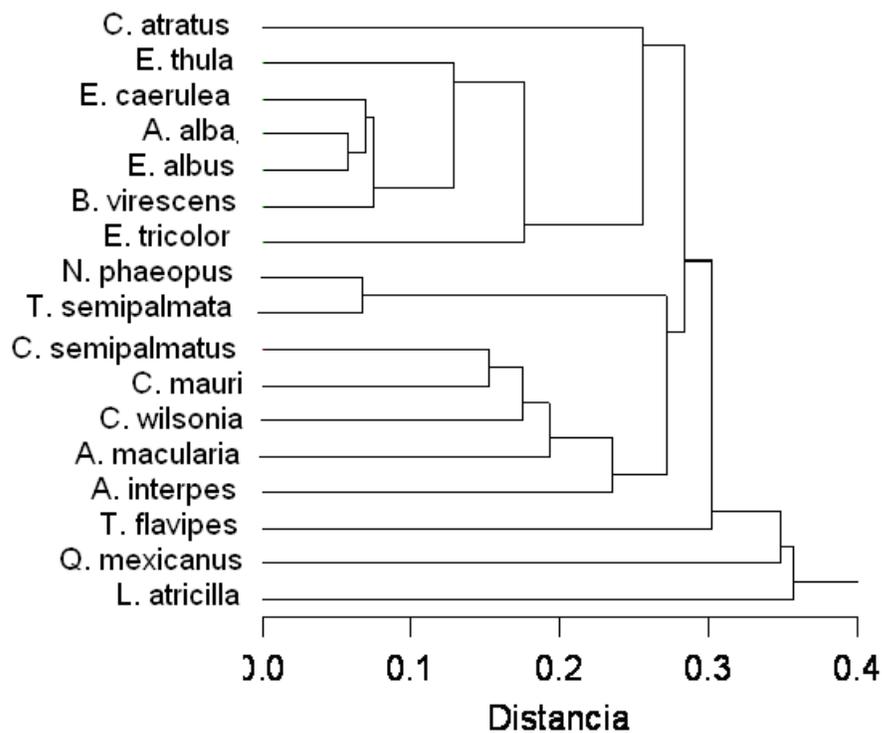


Fig. 8: Análisis de grupo basado en el índice de Morisita para la tendencia de las especies de formar grupos de forrajeo en una playa lodosa de Golfito.

Cuadro 3. Número de veces en que se observó forrajeando en grupos a aquellas especies que mostraron preferencia por hacerlo en grupo, según la especie con que fue observada. En una playa lodosa en Golfito. Se incluye el número total de grupo en los que cada especie fue vista forrajeando (N).

Especie	<i>Arenaria interpes</i>	<i>Calidris mauri</i>	<i>Eudocimus albus</i>	<i>Tringa semipalmata</i>	N
<i>Actitis macularia</i>	13	11	2	2	55
<i>Ardea alba</i>	0	1	3	0	5
<i>Arenaria interpes</i>	47	3	1	0	67
<i>Butorides virescens</i>	0	0	1	0	4
<i>Calidris mauri</i>	3	74	5	5	105
<i>Charadrius semipalmatus</i>	1	7	0	3	23
<i>Charadrius wilsonia</i>	0	2	1	0	7
<i>Coragyps atratus</i>	1	0	1	0	4
<i>Egretta caerulea</i>	1	3	47	3	133
<i>Egretta thula</i>	0	3	39	4	45
<i>Egretta tricolor</i>	0	1	4	3	25
<i>Eudocimus albus</i>	1	5	23	7	106
<i>Numenius phaeopus</i>	1	1	2	8	14
<i>Quiscalus mexicanus</i>	1	1	2	0	15
<i>Tringa flavipes</i>	1	1	1	2	13
<i>Tringa semipalmata</i>	0	5	7	23	48
Grupos intraespecíficos	47	74	23	23	
Grupos interespecíficos	23	44	116	37	