

La Organización para Estudios Tropicales (OET)  
y La Universidad de Costa Rica (UCR)  
presentan:

# ECOLOGIA TROPICAL & CONSERVACION 2005-2

(Un curso lleno de yiiiiiiiiicos)

Coordinadores: Alejandro G. Farji-Brener &  
Gilbert Barrantes

Asistente: Tania Chavarria

Hoy tenemos,  
Mañana no sabemos.

Ni mañana  
Ni el fin de semana,  
Aquí y ahora.

*Sidestepper*

## LISTA DE ESTUDIANTES ECOLOGIA TROPICAL Y CONSERVACIÓN 2005-2

### ARGENTINA

Romina Elizabeth Príncipe  
Pasaje Antonio Sáenz 2271  
Río Cuarto, Córdoba  
Argentina  
<rprincipe@exa.unrc.edu.ar>

Mariana Pueta M.  
Instituto de Inv. Médica MyM  
Ferreya CONICET  
Casilla de Correo 389, CP 5000  
Córdoba, Argentina  
<maripueta@hotmail.com>

### BOLIVIA

Sergio Francisco Bascopé Sarué  
Herbario Nacional de Bolivia  
Cota Cota, Calle 27 s/n  
La Paz, Bolivia  
<ffbascopé@yahoo.com.ar>

### BRASIL

Francielle Paulina de Araújo  
Av. Dr. Rofles Cecílio, 100 Ap.  
01  
Barrio Marta Helena, Uberlandia  
MG, Brasil 38402-242  
<franciaralp@yahoo.com.br>

### COSTA RICA

Karla Barquero Villalobos  
Casa 8A, I Etapa  
Urbanización El Encanto  
Calle Blancos, San José  
<ksbarquero@yahoo.com>

Alejandro Muñoz Rivera  
200 m sur y 25 m oeste Antiguo  
Beneficio Cachi  
Residencial El Molino  
Cartago  
<aamr\_maca@hotmail.com>

Ruth Salas Peña  
Programa Regional de Posgrado  
en Biología  
Universidad de Costa Rica  
San Pedro  
<ruth@biologia.ucr.ac.cr>

### ECUADOR

Susana Elizabeth Chamorro  
Arias  
Fundación Charles Darwin  
Botánica  
Av. Charles Darwin, Puerto  
Ayora  
Galápagos, Ecuador  
<schamorro@fcdarwin.org.ec>

Juan Sebastián Tello Vázquez  
Museo de Zoología  
Pontificia Universidad Católica  
de Ecuador  
12 de Octubre y Roca  
Quito, Ecuador  
<jsebastianello@yahoo.com>

Carlos Luis Vinuesa Vinuesa  
Los Esteros MZ 2A Villa 11  
Guayaquil, Ecuador  
<carlosvinuesa77@yahoo.com>

### ESPAÑA

Víctor Arroyo Rodríguez  
Instituto de Ecología A.C.,  
División de Posgrado  
Km. 2.5, Ant. Carr. Coatepec, N°  
351  
Xalapa 91070  
Veracruz, México  
<arroyov@ecologia.edu.mx>

### COLOMBIA

Karolina Fierro Calderón  
Carrera 16 N° 9-54 Bretaña  
Cali, Valle  
Colombia  
<karo\_plumas@hotmail.com>

Sandra Patricia Galeano Muñoz  
Carrera 76 N° 51-60, Apto. 916  
Medellín, Antioquia  
Colombia  
<spgaleano@yahoo.com>

Oscar Alberto Laverde  
Rodríguez  
Carrera 21 N° 39-35  
Bogotá, Colombia  
<o.laverderodriguez@student.uva.nl>

Jimena Puyana Eraso  
Carrera 2 N° 16-82, Apto. 804  
Bogotá, Colombia  
<jimena567@hotmail.com>

Margarita María Ríos Rodríguez  
Calle 57 N° 2C14  
Cali, Valle  
Colombia  
[margaritarios@hotmail.com](mailto:margaritarios@hotmail.com)

### MEXICO

Horacio Salomón Ballina Gómez  
C. 61 N° 263 x 124 d y 128  
Fracc. Yucalpetén  
Mérida, Yucatán  
México  
<hballina@cicy.mx>

Mariana Munguía Carrara  
Reforma N° 48  
Col. Atlántida, México D.F.  
<mmcarrara@yahoo.com.mx>

Adriana López Villalobos  
Universidad Nacional Autónoma  
de México  
Instituto de Ecología, Lab.  
Interacción Planta-animal  
Tercer Circuito Exterior  
México  
<adriana1979@yahoo.com>

### PERU

Dora Luz Susanibar Cruz  
Museo de Historia Natural  
Universidad Mayor de San  
Marcos  
AV. Arenales 1256, Jesús María  
Lima 14, Perú  
<dsusanibar@yahoo.com>

### VENEZUELA

Diego Arcangel Cadenas  
Méndez  
Av. Las Américas, Res.  
Independencia, Edif. Pichincha  
Apartado 1-4  
Mérida, Venezuela  
<diegoc@ula.ve>

Emiliana Isasi Catalá  
C/Profesor Guillermo Barreto  
Depto. Biología de Organismos,  
Pb 4  
Universidad Simón Bolívar  
Apdo. Postal 89000  
1080 Sartenejas, Caracas  
Venezuela  
<zmiliana@cantv.net>

## Profesores invitados Ecología Tropical y Conservación 2005-2

Nombre	sitio	Especialidad	E-mail
William Eberhard	PA	Arañas, evolución	<a href="mailto:archiseptis@biologia.ucr.ac.cr">archiseptis@biologia.ucr.ac.cr</a>
Edgardo Arévalo	Cu	Aves, conservación	<a href="mailto:arevalen@racsa.co.cr">arevalen@racsa.co.cr</a>
Grace Servat	Cu	Aves, ecología	<a href="mailto:GSERVAT@aol.com">GSERVAT@aol.com</a>
Cesar Sánchez	Cu	Aves	<a href="mailto:harpyhaliaetus@yahoo.com">harpyhaliaetus@yahoo.com</a>
Carlos Cordero	Cu	Selección sexual	<a href="mailto:cordero@miranda.ecologia.unam.mx">cordero@miranda.ecologia.unam.mx</a>
Carol Horvitz	LS	Interacciones	<a href="mailto:carolhorvitz@miami.edu">carolhorvitz@miami.edu</a>
Victor Rico	LS	Interacciones	<a href="mailto:ricogray@ecologia.edu.mx">ricogray@ecologia.edu.mx</a>
Sandra Correa	LS	Ecología acuática	<a href="mailto:scorrea70@hotmail.com">scorrea70@hotmail.com</a>
Orlando Vargas	LS	Naturalista	<a href="mailto:ovargas@sloth.ots.ac.cr">ovargas@sloth.ots.ac.cr</a>
Paul Hanson	LS	Entomología	<a href="mailto:cgodoy@inbio.ac.cr">cgodoy@inbio.ac.cr</a>
Frank Joyce	PV	Insectos sociales	<a href="mailto:fjoyce@racsa.co.cr">fjoyce@racsa.co.cr</a>
M. Clara Castellanos	PV	Polinización	<a href="mailto:mcastel@ebd.csic.es">mcastel@ebd.csic.es</a>
Bill Wcislo	PV	Comportamiento	<a href="mailto:wcislow@si.edu">wcislow@si.edu</a>
Vivian Paez	PV	Herpetología	<a href="mailto:vpaez@quimbaya.udea.edu.co">vpaez@quimbaya.udea.edu.co</a>
Juan Criado	MA	Conservación	<a href="mailto:jcriado@fungap.org">jcriado@fungap.org</a>
Johnny Rosales	MA	Economista	<a href="mailto:jrosales@racsa.co.cr">jrosales@racsa.co.cr</a>
Mitch Aide	MA	Restauración	<a href="mailto:tmaide@yahoo.com">tmaide@yahoo.com</a>
Alejandro Farji	Todos	Coordinador	<a href="mailto:alefarji@yahoo.com">alefarji@yahoo.com</a>
Gilbert Barrantes	Todos	Coordinador	<a href="mailto:gbarrantes59@yahoo.com">gbarrantes59@yahoo.com</a>
Tania Chavarría	Todos	Asistente	<a href="mailto:taniachavarria79@yahoo.com">taniachavarria79@yahoo.com</a>

## Estudiantes. ¿Estudiantes?

Romina "Princesa" Príncipe	<a href="mailto:rprincipe@exa.unrc.edu.ar">rprincipe@exa.unrc.edu.ar</a>
Mariana "Chapis" Pueta	<a href="mailto:maripueta@hotmail.com">maripueta@hotmail.com</a>
Sergio "Come doble" Bascope	<a href="mailto:ffbascope@yahoo.com.ar">ffbascope@yahoo.com.ar</a>
Francielle "Misión imposible" Paulina	<a href="mailto:franciaralp@yahoo.com.br">franciaralp@yahoo.com.br</a>
Karla "Risa fácil" Barquero	<a href="mailto:ksbarquero@yahoo.com">ksbarquero@yahoo.com</a>
Alejandro "Goloso" Munioz	<a href="mailto:aamr_maca@hotmail.com">aamr_maca@hotmail.com</a>
Ruth "Suavecita" Salas	<a href="mailto:ruth@biologia.ucr.ac.cr">ruth@biologia.ucr.ac.cr</a>
Susana "Maradona" Chamorro	<a href="mailto:schamorro@fcdarwin.org.ec">schamorro@fcdarwin.org.ec</a>
Juan Sebastian "Number one" Tello	<a href="mailto:jsebastiantello@yahoo.com">jsebastiantello@yahoo.com</a>
Carlos "Rey del Photo maker" Vinueza	<a href="mailto:carlosvinueza77@yahoo.com">carlosvinueza77@yahoo.com</a>
Victor "Su servidor servido" Arroyo	<a href="mailto:arroyov@ecologia.edu.mx">arroyov@ecologia.edu.mx</a>
Karolina "Yiica" Fierro	<a href="mailto:karo_plumas@hotmail.com">karo_plumas@hotmail.com</a>
Sandra "O que" Galeano	<a href="mailto:spgaleano@yahoo.com">spgaleano@yahoo.com</a>
Oscar "Interno 54" Laverde	<a href="mailto:o.laverderodriguez@student.uva.nl">o.laverderodriguez@student.uva.nl</a>
Jimena "Imperia (o Pilsen?)" Puyana	<a href="mailto:jimena567@hotmail.com">jimena567@hotmail.com</a>
Margarita "Yiica" Rios	<a href="mailto:margaritarios@hotmail.com">margaritarios@hotmail.com</a>
Horacio "Orale, No va andar" Ballina	<a href="mailto:hballina@cicy.mx">hballina@cicy.mx</a>
Mariana "Durango" Mungia	<a href="mailto:mmcarrara@yahoo.com.mx">mmcarrara@yahoo.com.mx</a>
Adriana "Thrum" Lopez	<a href="mailto:adriana1979@yahoo.com">adriana1979@yahoo.com</a>
Dora "Habladora" Susanibar	<a href="mailto:dsusanibar@yahoo.com">dsusanibar@yahoo.com</a>
Diego "Nica" Cadenas	<a href="mailto:diegoc@ula.ve">diegoc@ula.ve</a>
Emiliana "Rajtro" Isai Catala	<a href="mailto:Emiliana@cantv.net">Emiliana@cantv.net</a>

## ÍNDICE

### PARRITA.....12

#### Proyectos de grupo

Ellos lo prefieren húmedo: importancia de la humedad del sustrato y fuentes de propágulos en la abundancia de una especie de briofito en un cultivo de palma africana  
*Karla barquero et al.*.....13

Coordinador: Alejandro G. Farji-Brener

Respuesta de las colonias de termitas *Nasutitermes* sp. a estímulos químicos asociados a la depredación por hormigas *Solenopsis* sp.

*Alejandro Muñoz, et al.*.....18

Coordinador: Gilbert Barrantes

Pequeñas sociedades sin fines de lucro en los palmares de parrita

*Jimena Puyana et al.* .....23

Coordinador: William Eberhard.

#### Proyectos independientes

Aprendizaje en termitas: daño mecánico y estímulo de alerta.

*Sebastián Tello, Horacio Ballina, Adriana López y Romina Príncipe*.....26

Reclutamiento de termitas soldados (*Nasutitermes* sp.) debido a daño mecánico en la colonia.

*Diego Cadenas, Karolina Fierro y Alejandro Muñoz*.....30

Árcnido busca casa: selección de hábitat por *Ischnothele* sp. (Araneae: Dipluridae) para la construcción de telas.

*Víctor Arroyo, Oscar Laverde, y Mariana Pueta*.....34

Selección de habitación de los *Ischnothele* sp. (Dipluridae) en los palmares de Parrita.

*Dora Susanibar y Carlos I. Vinuesa* .....38

Relación entre el tamaño corporal de la araña *Gasteracantha Cancriformis* (Araneae: Araneidae) y el cleptoparasitismo

*Francisco Bascopé, Susana Chamorro, Mariana Munguía y Jimena Puyana*.....40

¿Refugios térmicos?: uso de los montículos de acumulación de hojas de palma africana (*Elaeis Guineensis*) por libélulas (Odonata)

*Sandra Galeano, Emiliana Isasi & Margarita Ríos*.....42

Chinches (Miridae: Hemiptera) en helechos: patrones de distribución y estrategias reproductivas.

*Francielle Araújo, Karla barquero y Ruth Salas*.....44

**CUERICI.....50**

Proyectos de grupo

Defensa de territorio por *Selasphorus Flammula*: importancia de la altura de la percha  
*Víctor Arroyo et. al. ....51*

Coordinador: Edgardo Arévalo.

Lo importante es la frecuencia no el tamaño: dispersión del canto de dos especies de  
*Catharus* sp. en diferentes hábitats.

*Romina Príncipe et. al. ....54*

Coordinador: Cesar Sanchez

¿Varían las estrategias de vigilancia durante el forrajeo en *pezopetes capitalis*  
 (emberizidae)?

*Susana Chamorro et al. ....58*

Coordinador: Grace Servat.

Selección sexual en escarabajos de la familia Malachidae

*Adriana López et. al. ....61*

Coordinador: Carlos Cordero

Proyectos independientes

Cada cual resuelve sus problemas a su manera: variaciones en las características  
 morfológicas de las especies del páramo que crecen bajo diferentes condiciones de luz  
 y temperatura.

*Margarita Ríos & Diego Cadenas.....65*

Efecto de la radiación y la elevación sobre la morfología foliar de *Pernettya* sp.  
 (Ericaceae).

*Emiliana Isasi y Ruth Salas.....67*

Efecto de la cobertura vegetal sobre el crecimiento de *Senecio* sp.

*Karla Barquero y Alejandro Muñoz.....72*

Hojas rojas: estrategias de defensa y fotoinhibición en *Vaccinium* sp. (Ericaceae)

*Carlos Vinuesa y Horacio Ballina.....77*

Epifilismo y herbivoría: ¿fenómenos relacionados?

*Jimena Puyana y Sandra P. Galeano.....79*

¿Por qué las flores de *Monochaetum Vulcani* (Melastomataceae) presentan dos tipos de  
 anteras en la misma flor?

*Francielle Paulina de Araujo y Dora Susanibar.....81*

Darlo todo por la reproducción: así son las flores de *Lamouroxia Lanceolata*

*Karolina Fierro Calderón y Mariana Pueta.....84*

Especialización de las funciones sexuales de *Fucsia Panincolata*, una especie distilica  
 con tendencia al dioicismo.

*Adriana López y Mariana Munguía .....87*

Efectos del tamaño y aislamiento de arbustos de *Solanum* sp. sobre la estructura poblacional de una especie de escarabajo (familia Eotylidae)  
*Víctor Arroyo y Francisco Bascope*.....90

Efecto de la velocidad de corriente sobre la abundancia de *Gammaridae* y *Dugesiidae* en un arroyo modificado para criadero de truchas  
*Susana E. Chamorro y Romina Principe*.....94

Tan lejos, tan cerca: dispersión de vocalizaciones en algunas especies de aves (orden: Passeriformes)  
*Oscar Laverde y Sebastián Tello*.....98

## **LA SELVA**.....102

### Proyectos de grupo

Puentes naturales como facilitadores del desplazamiento para *Atta Cephalotes*.  
*Oscar Laverde et.al*.....103  
Coordinadores: Alejandro Farji-Brener y Gilbert Barrantes.

Diversidad de hormigas en tres hábitats con diferente estado sucesional  
*Sandra P. Galeano et al*.....106  
Coordinador: Víctor Rico-Gray

El papel de los nemátodos en *Cecropia Obtusifolia*  
*Diego Cadenas et. al*.....109  
Coordinador: Paul Hanson

Tres tristes escarabajos comiendo de tres tristes plantas: ¿la especialización entre los escarabajos del género *Cephaloleia* y su planta hospedera está determinada por especialización alimentaria?  
*Margarita M. Rios et. al*.....113  
Coordinador: Carol Horvitz.

Adquisición de recursos y riesgo de depredación: cambios comportamentales en larvas de anuros  
*Mariana Pueta et. al*.....117  
Coordinador: Sandra Correa.

### Proyectos independientes

Preferencia alimentaria de *Cephaloleia Belti* por su planta hospedera  
*Susana Chamorro Arias*.....120

Herviboria en diferentes formas de vida de los helechos  
*Dora Susanibar*.....123

Efecto de la disponibilidad de luz y la edad de las hojas sobre la herbivoría de *Piper Arieianum*.....124  
*Horacio Ballina*

Efecto de las epífilas en la escogencia de hojas por parte de la hormiga cortadora de hojas *atta cephalotes* en un bosque tropical lluvioso

*Alejandro Muñoz*..... 128

Hormigas jinete de *Atta Cephalotes*: ¿cuestión de limpieza o algo más?

*Sandra Patricia Galeano M.*..... 133

Patrones espacio-temporales de ocupación de domacios por cuatro especies de hormigas en *cordia alliodora* (familia Borraginacea).

*Mariana Munguía Carrara*..... 137

Interacciones múltiples: el caso de *Cordia Alliodora*, hormigas, homópteros y parasitoides.

*Adriana López Villalobos*..... 142

*Azteca* sp como posible consumidor de insectos y su implicación para la relación con su planta hospedera (*Cecropia Obtusifolia*)

*Diego A. Cadenas M.*..... 146

Las agallas de la selva: diferencias en la posición de agallas en la hoja de *Zygia Longifolia* (fabacea).

*Carlos L. Vinueza*..... 148

Patrón de distribución y parasitoides de agallas de *Labania* sp. (Braconidae) sobre hojas de *Ficus Colubrinae* (Moraceae).

*Ruth Salas*..... 150

Colonias de hormigas de *pheidole* sp. en hojarasca aérea

*Oscar Laverde*..... 154

Importancia de la ubicación de los nidos de cartón en hormigas, como protección contra la lluvia.

*Margarita M. Rios*..... 157

Alometría y heterogeneidad del forrajeo en hormigas

*J. Sebastián Tello*..... 160

¿Que pasa con las raíces babosas?

*S. Francisco Bascopé Sarué*..... 166

Observaciones sobre la sustancia gelatinosa presente en larvas de *Geronomyia* sp (*Tipulidae*).

*Jimena Puyana*..... 168

Especialista o generalista: forrajeo de hepáticas foliosas (Lejeuneaceae) por *geronomyia* sp. (Tiptera: Tipulidae: Limoniinae)

*Víctor Arroyo Rodríguez*..... 171

Polinizadores distintos, aunque el mismo síndrome

*Francielle Paulina de Araujo*..... 173

Respuesta al toqueteo: ¿que cree usted que hacen los renacuajos?

*Mariana Pueta*..... 176



Respuestas funcionales de depredación: importancia del tamaño del depredador  
*Romina E. Principe*..... 180

*Musa Velutina* en la selva: dispersión de una especie exótica  
*Karla Barquero V.*..... 184

Distribución espacial de *Welfia Georgii* (Arecaceae) según su categoría de edad en un bosque lluvioso tropical  
*Karolina Fierro Calderón*..... 187

Análisis del uso de palmas (Aracaceae) por el báquiro de collar (*Tayassu Tajacu*) a partir de rastros.  
*Emiliana Isasi Catalá*..... 191

## **PALO VERDE**..... 195

### Proyectos de grupo

Hormigas motorizadas y perdidas? Integración de vías por *Ectatomma Ruidum*  
*Carlos L. Vinuesa et. al.*..... 196  
Coordinador: William Wcislo

Comparación del tamaño corporal entre hormigas proveniente de colonias en fundación y establecidas  
*Francisco Bascopé et. al.* ..... 198  
Coordinador: Frank Joyce.

Depredación en *Guazuma Ulmifolia* por *Amblycerus Cistelinus*. ¿Si usted fuera árbol que haría?  
*Horacio Ballina et. al.*..... 202  
Coordinador: María Clara Castellanos.

Importancia del color y la ubicación espacial en la detección del alimento por *Ctenosaura Similis* (Iguanidae)  
*Ruth Salas et. al.*..... 205  
Coordinador: Vivian Páez

Sesgo en el método de captura por redes de niebla para inventariar quirópteros  
*Mariana Murguía et al.*..... 207  
Coordinador: Federico Chinchilla.

### Proyectos independientes

Señales de orientación en *Ectatomma Ruidum*  
*Karolina Fierro Calderón*..... 211

Impacto del automovilismo en la orientación de hormigas (*Ectatomma Ruidum*): integración de vías y demencia crónica.  
*Oscar Laverde*..... 214

¿A donde va esta hormiga?: ubicación en la planta de *Pseudomyrmex Spinicola*  
*Jimena Puyana*..... 219

- Distribución de recompensas y defensa en sistemas mutualísticos planta-hormiga:  
*Acacia Collinsii* y *Pseudomyrmex Spinicola*  
J. Sebastián Tello.....223
- Respuesta de *Pseudomyrmex Spinicola* a la destrucción de sus “guarderías”  
Alejandro Muñoz Rivera.....227
- Comportamiento de las obreras de *Pseudomyrmex Spinicola* frente a la recolonización por parte de otras reinas.  
Diego A. Cadenas M.....230
- Para el león de hormiga el tamaño no importa: efectividad de las trampas de *Myrmeleon* sp. con presas de diferente tamaño  
Sandra Patricia Galeano M.....233
- Aposematismo en *Dysdercus Bimaculatus* (Pyrrhocoridae - Heteroptera)  
Susana Chamorro Arias.....237
- Interacción presa-depredador en *Jacquinia Nervosa*  
Dora Susanibar.....239
- Selección de sitios para agallas de avispas de la superfamilia chalidoidea en *Pithecellobium Lanceolatum*  
Adriana López Villalobos.....242
- Al parecer la sequía no es un problema. Producción de néctar en *Ruellia* sp. durante la sequía.  
Margarita M. Ríos.....244
- Estrategias precigóticas para evitar la interferencia reproductiva en dos especies de *Ruellia* sp. (Acanthaceae)  
Francielle Paulina de Araújo....247
- Variación de los caracteres florales a lo largo del eje de la inflorescencia en *Combretum Farinosum*  
Ruth Salas.....250
- Efecto de la estructura de bosques perennes y caducifolios sobre la arquitectura del bejuco *Bauhinia Glabra* jacq.  
Horacio Ballina.....256
- Una mordida...una señal: *Ctenosaura Similis* (Iguanidae) y la detección de colores.  
Mariana Chapis Pueta.....259
- Corre que te pillo: distancia de huida en garrobos (*Ctenosaura Similis* gray) (Reptilia: Iguanidae)  
Víctor Arroyo-Rodríguez, su servidor.....262
- Preferible es que no me vean – camuflaje de *Ameiva Undulata*  
Francisco Bascope S.....267
- No me importa comer solo... comportamiento de forrajeo en *Platalea Ajaja* (Threskiornithidae) en un humedal de un bosque tropical seco  
Romina E. Principe.....268

Cuidado parental o forrajeo ¿un conflicto para *Jacana Spinosa* (Familia: *Jacanidae*) ?  
*Mariana Munguía Carrara* .....272

Juntos... ¿y revueltos?: Patrones de actividad de dos murciélagos insectívoros en un ojo de agua del parque nacional palo verde (donde la bella y graciosa moza marchose a lavar la ropa).  
*Karla Barquero-V*.....276

Uso de un pequeño cuerpo de agua permanente por algunos mamíferos en un bosque tropical seco.  
*Emiliana Isasi Catalá*.....282

**MARITZA**.....286

#### Proyectos de grupo

La conservación como componente para la evaluación de la calidad de vida, y como guía para generar acciones que promuevan el desarrollo humano  
*Dora Susanibar et al*.....287  
Coordinador: Johnny Rosales.

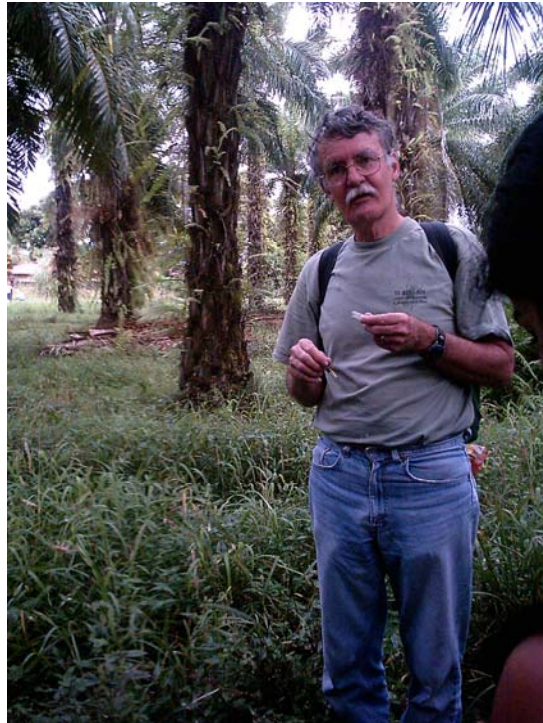
La extinción de especies: historia, ecología y conservación  
*Karolina Fierro Calderón et al*....293  
Coordinador: Mitchell Aide

El enfoque del marco lógico (EML) para la elaboración de proyectos de conservación  
*Francielle Paulina de Araújo et al*.....297  
Coordinador: Juan Criado Hernández

**Misceláneas**.....305

Pensamientos elevados.....306  
 Hotmail.....307  
 Un mundo de hormigas.....308  
 La triste historia del interno 54.....309  
 Yiiicos.....310  
 Yiiicas.....311  
 Fotos varias.....312  
 QEPD.....319  
 Índice por palabras clave.....321  
 Despedida.....327

# PARRITA



## **ELLOS LO PREFIEREN HÚMEDO: IMPORTANCIA DE LA HUMEDAD DEL SUSTRATO Y FUENTES DE PROPÁGULOS EN LA ABUNDANCIA DE UNA ESPECIE DE BRIÓFITO EN UN CULTIVO DE PALMA AFRICANA.**

Karla Barquero, Emiliana Isasi, Sandra P. Galeano, Víctor Arroyo, Margarita Ríos, Oscar Laverde, Ruth Salas, Francielle P. Araújo y Alejandro Farji

**Editora:** Adriana López

**Resumen:** Determinamos el efecto de la humedad del sustrato y la disponibilidad de fuentes de propágulos cercanas sobre la abundancia de una especie de briófito en el fuste de la palma africana *Elaeis guineensis*. Medimos la cobertura de briófitos a diferentes alturas alrededor del tronco de 10 palmas focales y sus ocho vecinas. Sobre cada palma focal medimos la cobertura del dosel como estimador de la humedad del sustrato, y la cobertura de musgos en los intersticios entre las vainas foliares del tronco y sobre su superficie. Encontramos una mayor abundancia de briófitos en palmas con menor cobertura de dosel, y menos sobre la superficie más expuesta de las vainas foliares, donde se acumula menos humedad. Esto sugiere que la humedad del sustrato es un factor determinante sobre la abundancia de briófitos. No encontramos una relación entre la cobertura de briófitos en palmas vecinas y focales, lo que sugiere que quizá el factor dispersión no es tan importante como la humedad en determinar la abundancia de esta especie.

**Palabras clave:** Briófitos, cobertura de dosel, establecimiento, humedad, palmas

### **Introducción**

La abundancia de una población está determinada tanto por sus características intrínsecas (i.e., capacidad de dispersión y establecimiento de sus propágulos), como por las características bióticas y condiciones ambientales (Begon *et al* 1986). En el caso de los briófitos, la dispersión está fuertemente influenciada por la disponibilidad de fuentes de esporas, y su establecimiento determinado por factores ambientales como humedad, nutrientes, luz e inclinación del sustrato (Gradstein 2000).

Uno de los factores ambientales determinantes en el establecimiento y desarrollo de los briófitos es la humedad. En algunos ecosistemas boscosos bajo los 1000 m la cobertura de briófitos es baja y restringida, debido a deficiencias en la disponibilidad de agua y a altas temperaturas (Gradstein 2000). Asimismo, una alta radiación solar constituye otro factor de estrés para estos organismos (Bertsch *et al* 2001), de modo que una baja cobertura del dosel puede influir sobre su establecimiento, al reducirse los niveles de humedad del sustrato de fijación. Por otro lado, la abundancia de fuentes de esporas juega un papel importante en la abundancia de briófitos, ya que su dispersión depende del viento. De esta manera, la disponibilidad de fuentes abundantes de esporas en el hábitat puede favorecer la dispersión (Gradstein 2000).

Dado que la humedad del sustrato y las fuentes de esporas son importantes para los briófitos, evaluamos el efecto de estos dos factores sobre la abundancia de una especie de briófito en una plantación de *Elaeis guineensis*. Considerando a la cobertura del dosel como un estimador de humedad de sustrato, esperamos encontrar una mayor abundancia de briófitos en palmas con mayor cobertura de dosel. Además, deberá haber una mayor proporción de briófitos en los intersticios entre las vainas foliares que en la superficie de estas, dado que estas intersecciones ofrecen mayores niveles de humedad que sus superficies. Finalmente, esperamos que si la disponibilidad de propágulos es el factor limitante, la abundancia de briófitos en una palma se relacione

positivamente con la abundancia de briófitos en sus palmas vecinas, considerando estas últimas como indicador de la disponibilidad de propágulos.

## Métodos

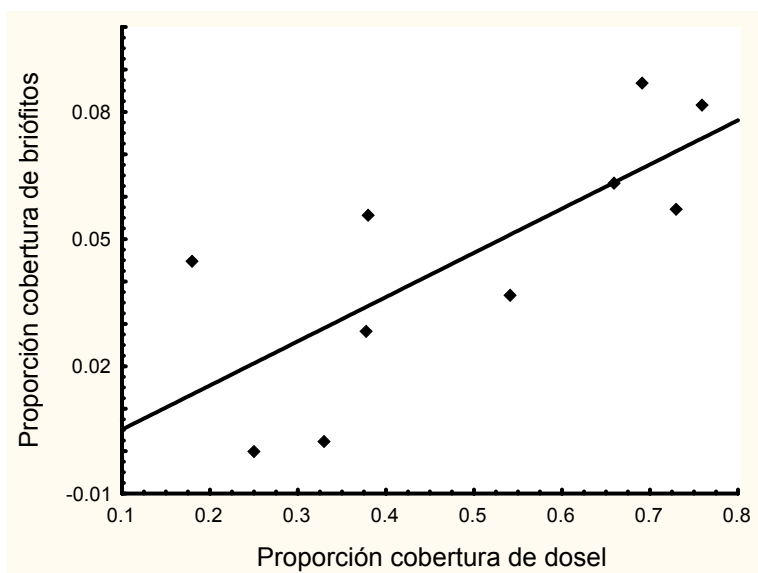
El estudio se llevó a cabo en una plantación de palma africana (*Elaeis guineensis*) de aproximadamente 30 años de edad, ubicada en Parrita, provincia de Puntarenas, Costa Rica. En esta zona, los troncos de las palmas presentan densidades variables de epífitas como musgos, helechos y enredaderas.

Elegimos 10 palmas focales al azar en diferentes sitios de la plantación. Para cada una, seleccionamos las 8 palmas más cercanas llamadas “palmas vecinas”. Determinamos la abundancia de briófitos a dos niveles espaciales, entre palmas y dentro de cada palma. Al nivel de comparaciones entre palmas, calculamos la proporción de la cobertura de briófitos en cada una de ellas como una estimación de su abundancia. Para esto colocamos una cinta métrica alrededor del tronco a diferentes alturas (50, 75 y 100 cm) y calculamos la proporción de superficie lineal cubierta de musgos alrededor de este anillo. Adicionalmente, con un densiómetro calculamos el porcentaje de cobertura de dosel con cuatro mediciones alrededor de la palma focal. Suponemos que esta medida está relacionada de forma positiva con la humedad de la superficie del fuste, que constituye el sustrato de fijación de los briófitos. Por otro lado, al nivel de comparaciones dentro de las palmas, determinamos si hay una mayor cobertura de briófitos entre las vainas foliares que en la parte exterior de las vainas. En cada medición elegimos el parche de musgo más grande, y utilizamos un acetato cuadrado para cuantificar la proporción de musgo fijado dentro y fuera de los intersticios. Para detectar diferencias entre ambas proporciones utilizamos una prueba t-Student pareada.

Por último, bajo el supuesto de que la cobertura de briófitos en las palmas vecinas constituye la principal fuente de propágulos para las palmas focales, relacionamos la cobertura de musgos en palmas vecinas con la encontrada en las focales mediante una regresión lineal.

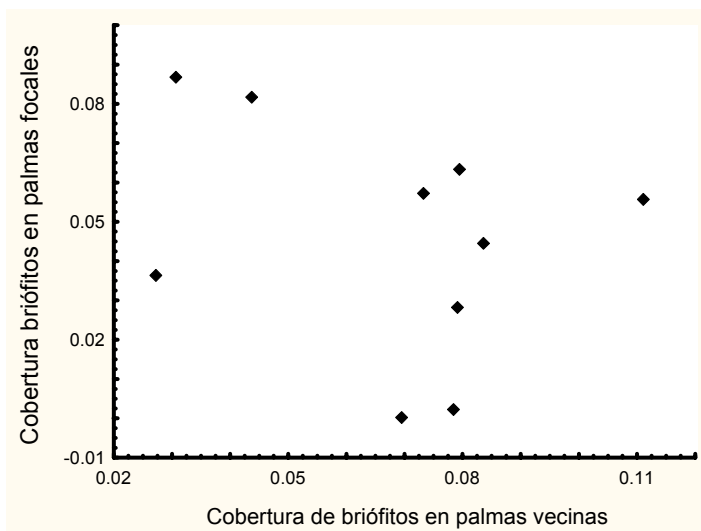
## Resultados

Encontramos que la cobertura de briófitos en las palmas depende del porcentaje de cobertura del dosel (Fig. 1). La proporción de cobertura de briófitos en las palmas se incrementa conforme aumenta el grado de cobertura de dosel ( $F= 10.18$ ,  $R^2= 0.56$ ,  $p=0.012$ ).



**Fig. 1.** Proporción de la cobertura de briófitos en función de la proporción de la cobertura del dosel de la palma (n= 10).

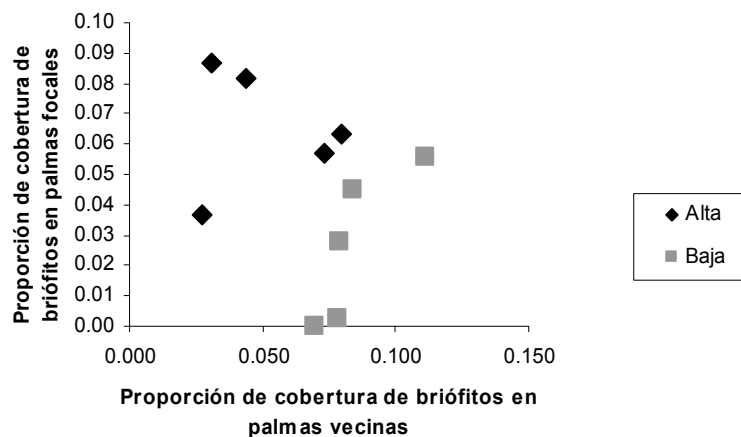
Encontramos una mayor proporción de cobertura de briófitos en las intersecciones entre las vainas foliares que sobre su superficie. ( $61.8 \pm 15.7$  vs.  $37.2 \pm 15.6$  respectivamente;  $t = 2.49$ ,  $GL = 9$ ,  $p = 0.03$ ). Por otra parte, la porción de cobertura de musgos en palmas vecinas fue independiente de la encontrada en las palmas focales ( $p = 0.4$ ; Fig. 2).



**Fig. 2.** Proporción de la cobertura de briófitos en la palma focal con respecto a la proporción encontrada en las palmas vecinas (n= 10).

Separamos las palmas focales en palmas con poca cobertura de dosel (<50%) y alta cobertura de dosel (>50%) para determinar si la abundancia de briófitos variaba con la abundancia en palmas vecinas según tipo de cobertura. No encontramos dependencia entre la proporción de cobertura de briófitos de las palmas focales con respecto a la de las palmas vecinas según el tratamiento (baja cobertura  $p = 0.54$ , y alta cobertura  $p = 0.24$ ). Sin embargo, las palmas con baja cobertura del dosel presentaron una menor proporción de cobertura de briófitos que aquellas con una alta proporción de cobertura del dosel (Fig. 3). Además, las palmas focales con menor

cobertura de dosel presentaron una tendencia positiva entre la proporción de briófitos que albergaban y la proporción de briófitos de las palmas vecinas ( $R^2 = 0.68$ ).



**Fig. 3.** Proporción de cobertura de briófitos en palmas focales en relación con la proporción de cobertura en palmas vecinas, según categorías de cobertura de dosel (Alta: >50% y Baja: <50%; n= 10).

## Discusión

En conjunto, los resultados sugieren que la humedad es el factor estudiado que mejor explica la abundancia de briófitos en los fustes de las palmas *Elaeis guineensis*, tanto al nivel de las palmas como conjunto como dentro de cada individuo. Las palmas con mayor cobertura de dosel presentaron un mayor porcentaje de cobertura de briófitos. Por un lado, una menor exposición a la luz solar puede estar produciendo un aumento en la humedad relativa cerca del fuste, y por otro, dada la arquitectura de las copas de las palmas, una mayor cobertura en el dosel puede favorecer la captación de agua durante las lluvias, lo que produciría mayor humedad potencialmente disponible para los briófitos. Adicionalmente, dentro de las palmas encontramos que las zonas entre vainas foliares (i.e., intersticios) presentaron una mayor proporción de cobertura de briófitos que las zonas externas de las vainas más expuestas. Nosotros partimos del supuesto de que estas zonas intersticiales pueden resguardar humedad procedente de la escorrentía superficial del fuste, lo que favorecería la colonización y establecimiento de briófitos entre las vainas. Esto apoya la hipótesis de que la humedad es un factor muy importante para estos organismos. Nuestros resultados coinciden con otros estudios que indican que la humedad es el factor limitante más importante para el establecimiento y crecimiento de briófitos (Gradstein 2000). Sin embargo, estos intersticios podrían también actuar como trampas de propágulos y nutrientes, aumentando el éxito de establecimiento de estos organismos. Adicionalmente, es posible que los briófitos tengan menos competencia por espacio y recursos en estos sitios específicos debido a la poca ocupación por otras epífitas, lo que favorecería su establecimiento y permanencia.

Inicialmente, consideramos que la disponibilidad de fuentes de propágulos es un factor que afecta la abundancia de briófitos en las palmas. Aunque no encontramos una relación entre el porcentaje de cobertura de briófitos en la palma focal y en las palmas más cercanas, al separar las palmas con mucha (> 50%) y poca (< 50%) cobertura de dosel, encontramos que en estas últimas los briófitos tienden a ser más abundantes conforme aumenta el porcentaje de cobertura del dosel. Esto puede deberse a que en palmas con poca cobertura en el dosel, el papel de las fuentes de propágulos es más importante en la colonización de nuevos sitios por briófitos debido a que el establecimiento en estas es limitante, dadas sus condiciones poco favorables. En individuos con alta cobertura, las condiciones microclimáticas del fuste son más



favorables para los briófitos. Por esta razón, el establecimiento y desarrollo de una gran proporción de los individuos que llegan es más exitoso que en palmas con fustes más expuestos al sol. Este buen establecimiento no nos permitiría detectar cambios debidos a la disponibilidad de fuentes de propágulos. Otra posibilidad es que la distancia de las fuentes de propágulos fue demasiado corta, por lo que deberíamos realizar el mismo análisis considerando palmas vecinas más lejanas. En resumen, aunque no podemos descartar que la disponibilidad de fuentes de propágulos sea un factor importante en la distribución y abundancia de briófitos, nuestros resultados sugieren que es menos limitante que la disponibilidad de humedad.

## Referencias

Begon, M; J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. Ecology: Individuals, populations, and communities. Blackwell Scientific Publications, Massachusetts; 876 p.

Bertsch, C.; K. Poveda; V. Carmona; Y. Sánchez; J. Lugo; A. Canto; A. Zegarra; M. Morales y C. Morales. 2001. Efecto de la orientación y el microhábitat sobre la cobertura de *Octoblepharum albidum* en palmas africanas. Pp 12-14. En A.G. Farji-Brener y G. Barrantes. Memoria Curso Ecología Tropical y Conservación 2001-2.

Gradstein, S.R. 2000. Bryophytes. Pp 78-84. En N.M. Nadkarni y N. T. Wheelwright (Eds.). Monteverde: Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest. Oxford University Press, Nueva York.

## **RESPUESTA DE LAS COLONIAS DE TERMITAS *NASUTITERMES* SP. A ESTÍMULOS QUÍMICOS ASOCIADOS A LA DEPRDACIÓN POR HORMIGAS *SOLENOPSIS* SP.**

Alejandro Muñoz, Horacio Ballina, Diego Cadenas, Karolina Fierro Calderón, Adriana López, Romina Principe, Sebastián Tello y Gilbert Barrantes

**Editor:** Mariana Pueta

**Resumen.** Determinamos la respuesta de la casta de soldados de una especie *Nasutitermes* a diferentes estímulos relacionados con la depredación por hormigas del género *Solenopsis*. Simulamos un daño mecánico y estímulos químicos asociados a tres situaciones: muerte de una termita, presencia de una hormiga y ataque de una hormiga a una termita, aplicando estos tratamientos simultáneamente en los termiteros y contando el número de soldados que salían de los agujeros durante los 20 segundos posteriores. Un promedio significativamente mayor de soldados respondió a la simulación de la muerte de una termita y un promedio significativamente menor a la presencia de una hormiga. La muerte de una termita posiblemente representa una señal de peligro inminente y desencadena una respuesta intensa. La respuesta menos intensa ante la hormiga podría indicar que los soldados se resguardan en el termitero o que *Solenopsis* sp. no representa una amenaza para *Nasutitermes* sp. Encontramos que la evidencia de daños a individuos de la colonia provoca una respuesta mucho más intensa que la presencia de un posible depredador o un daño mecánico en el termitero.

**Palabras clave:** depredación, estímulo químico, *Nasutitermes*

### **Introducción**

Una de las ventajas de la organización de los insectos sociales es presentar respuestas masivas ante estímulos externos, producto de la comunicación entre los individuos (Showalter 2000). En general, los insectos son capaces de integrar señales visuales, químicas y acústicas para diversos fines, como por ejemplo, la defensa contra depredadores. En las sociedades de insectos cuando un individuo de la colonia capta la presencia de un depredador, genera una respuesta de alerta dirigida a otros miembros de su colonia mediante sustancias químicas llamadas feromonas (Showalter 2000). Uno de los grupos de insectos sociales más conocidos que usan este tipo de comunicación son las termitas.

Las hormigas son a menudo depredadores de las termitas. La defensa de los termiteros por parte de los soldados se genera por medio de señales químicas entre los individuos de la colonia, y esta intensidad de una respuesta ante una amenaza está relacionada con un estímulo químico asociado al agresor (Hölldobler y Wilson 1990).

Hasta el momento no se ha evaluado la respuesta de la colonia de termitas ante distintos estímulos químicos asociados a la depredación por hormigas. Partiendo de la idea que las termitas responden de manera diferencial a distintos estímulos, predecimos que un mayor número de termitas responderá ante la evidencia de ataque de este depredador. Por el contrario, si el estímulo que reciben los miembros de la colonia no refleja necesariamente efectos de depredación, esperamos una respuesta menos intensa por parte de la colonia. Por esta razón, nos planteamos como objetivo de este trabajo determinar la respuesta de la colonia de termitas a diferentes estímulos químicos asociados con la depredación.

## Métodos

Esta investigación se llevó a cabo en una plantación de palma africana (*Elais guianensis*), ubicada en Parrita, provincia de Puntarenas, Costa Rica. En la plantación seleccionamos 25 termiteros de *Nasutitermes* sp. considerando los siguientes criterios: 1) accesibilidad, 2) presencia de termitas y 3) tamaño (mayores a 20 x 20 cm). El centro del termitero se dividió en cuatro cuadrantes y en cada uno aplicamos uno de los cuatro tratamientos. La posición de los tratamientos en el espacio varió entre termiteros, ya que se hizo girar el conjunto de cuatro tratamientos una posición en dirección de las manecillas del reloj en cada nuevo termitero.

Los tratamientos utilizados fueron distintos estímulos químicos asociados a la depredación de termitas por hormigas y un control con el cual se midió el efecto del daño mecánico. Simulamos el estímulo químico asociado con la muerte de una termita utilizando extracto de termitas. El estímulo asociado con la presencia de un depredador fue simulado con extracto de hormigas. La simulación del ataque del depredador sobre las termitas se realizó mezclando extracto de termitas con extracto de hormigas. El tratamiento control no contaba con ningún estímulo químico asociado pero se utilizó agua como control del efecto del líquido utilizado como solvente de los extractos. El orden asignado a los tratamientos refleja el incremento en intensidad de estímulo que esperábamos reproducir en los termiteros, tomando el control como primer tratamiento.

Para la elaboración de los extractos recolectamos termitas *Nasutitermes* y hormigas *Solenopsis* utilizando aspiradores entomológicos. Estas se colocaron de manera independiente en tubos Eppendorf de 1.5 ml, calculando un volumen final de 0.5 ml. Posteriormente añadimos 0.5 ml de agua a cada tubo y maceramos los insectos. Para la preparación del extracto combinado de hormigas y termitas colocamos en un tubo diferente la mitad de cada uno de los extractos individuales. Renovamos los extractos luego de aplicarlos en 5 termiteros para evitar el efecto de una posible degradación de las sustancias.

Los tratamientos se aplicaron con un pincel No. 2 en el lugar correspondiente del termitero. Posteriormente, realizamos cuatro perforaciones simultáneas de 1.5 cm de profundidad y 0.5 cm de diámetro. Contamos el número de soldados que salieron del termitero durante los 20 segundos posteriores a la perforación de los agujeros y cuántos soldados se encontraban fuera de los agujeros entre los 50 y 70 segundos posteriores a la perforación del agujero.

Debido a que la cantidad de individuos en un termitero podría estar relacionada con el tamaño de este, medimos el largo y ancho máximos de cada termitero, y se calculó el área de la superficie del domo tratándolo como un rectángulo.

El número de soldados que salieron por los agujeros para cada tratamiento fue comparado utilizando un análisis de varianza de dos vías con diseño en bloques (termitero). Luego realizamos una prueba *a posteriori* de Duncan. Utilizamos el índice de correlación de Spearman para asociar el tamaño (área superficial) del termitero con la respuesta de la colonia.

## Resultados

El número promedio de soldados que respondieron al tratamiento control, o sea, al daño mecánico realizado en el termitero, fue de  $11.04 \pm 12.02$  individuos (Fig. 1). El número promedio de soldados que respondieron a cada estímulo fue diferente. El extracto de termitas fue el tratamiento que provocó la respuesta más intensa durante los 20 segundos posteriores a la aplicación del estímulo ( $F = 23.95$ ,  $p < 0.0001$ ,  $gL = 3/66$ ).

El número promedio de soldados que se encontraban fuera del termitero en el segundo conteo fue significativamente diferente entre tratamientos ( $F = 25.5$ ,  $p < 0.0001$ ,  $gL = 3/66$ ) (Fig. 2). En este caso, el mayor promedio de soldados fuera del agujero correspondió al tratamiento de extracto de termitas. El análisis *a posteriori*

reveló tres grupos significativamente distintos, ya que no se registraron diferencias entre el control y el tratamiento con extracto de hormigas. No encontramos una relación entre el número de soldados que salen del termitero y el tamaño del mismo ( $r = 0.22$ ,  $p = 0.28$ )

## Discusión

La respuesta más intensa se obtuvo al aplicar el tratamiento con extracto de termitas, siendo el número de soldados observados para este tratamiento más del doble del observado que para el control. Es posible que al morir, los soldados liberen feromonas como señal de aviso a la colonia de la presencia de una amenaza, y que este estímulo en particular, comparado con los otros tratamientos utilizados, sea reconocido como una señal de peligro inminente, y por eso la respuesta de los soldados es mucho más intensa en este caso.

Con el extracto de hormigas se observó el menor número de soldados saliendo de los agujeros. Si los soldados reconocen la presencia de hormigas *Solenopsis* como una amenaza, entonces la estrategia de las termitas, a diferencia de lo que esperábamos, es resguardarse dentro del termitero en lugar de enfrentar a este depredador. La subfamilia Nasutitermitinae incluye especies que se consideran entre los mayores consumidores de hormigas, otras termitas e incluso de escarabajos que viven en las cortezas de los árboles en zonas tropicales ([www.antworld.com](http://www.antworld.com)). Algunos autores opinan que géneros de zonas templadas, como por ejemplo *Reticulitermes*, podrían estar desempeñando un papel similar ([www.antworld.com](http://www.antworld.com)). Si la especie de *Nasutitermes* estudiada en Parrita presenta un comportamiento de este tipo, la presencia de las hormigas no sería interpretada como una amenaza y esto explicaría que la respuesta ante este estímulo haya presentado la menor intensidad. El hecho de que la respuesta al estímulo combinado (extracto de termitas y hormigas) haya sido intermedia entre el observado para termitas y hormigas por separado puede ser producto de una interferencia entre ambos estímulos, que causa que de alguna manera la intensidad de respuesta al extracto de termita disminuya.

El uso de extractos obtenidos a partir de individuos completos pudo haber producido respuestas diferentes a las que deseábamos obtener. Al macerar el cuerpo de una termita, se liberan sustancias que normalmente no estarían expuestas a otros miembros de la colonia, como la hemolinfa, contenidos estomacales y el reservorio del naso (Gatti *et al.* 2001). Las sustancias del interior del cuerpo de la termita pueden ser interpretadas por otros miembros de la colonia como señal de un ataque físico por parte de un depredador, y las sustancias del reservorio del naso podrían funcionar como señal de un enfrentamiento. En ambos casos, el estímulo producido sería mucho más intensos que el que deseábamos simular.

Lo mismo aplica en el caso del extracto de hormigas; la liberación de sustancias del interior del cuerpo de la hormiga puede ser interpretado por las termitas como presencia de un individuo muerto, que no representaría una amenaza para la colonia, y este estímulo es menos intenso que el que deseábamos reproducir. En el caso del extracto combinado, creemos que el ataque de hormigas no se logró simular. Es posible que las sustancias necesarias para lograrlo hayan sido enmascaradas por el resto de sustancias liberadas por el cuerpo de las hormigas y termitas.

El tamaño del termitero no fue un factor importante en las respuesta observada. En muchos casos notamos que los termiteros grandes tenían secciones completamente deshabitadas, de tal manera que esta variable quizá no refleje el número de termitas en la colonia. Para hacer una asociación con respecto al tamaño de las colonias y la respuesta a los estímulos utilizados, sería necesario contar con una estimación precisa del número de termitas en la colonia y conocer las proporciones en que ocurren las castas.

Nuestros resultados indican que existen respuestas diferenciales ante distintos estímulos en la especie de *Nasutitermes* estudiada, y que la evidencia de daños a

individuos de la colonia provoca una respuesta mucho más intensa que la presencia de un posible depredador o un daño mecánico en el termitero. Debido a la sensibilidad de estos insectos a las señales químicas y a la complejidad y especificidad de este sistema de comunicación, es posible que los estímulos químicos simulados no hayan sido los indicados para producir los efectos esperados. Futuros estudios que pretendan evaluar comportamiento asociado a estímulos químicos en esta especie deberían contemplar un diseño más fino de las señales químicas.

## Referencias

Borror, D.J., D. De Long y C.A. Triplehorn. 1989. An Introduction to the Study of Insects. 6ta ed.

Saunders College Publishing. Chicago, EUA. 326 p.

Gatti, M.G., A. Malizia y L. Sainz. 2001. Mecanismos de comunicación de las termitas frente a

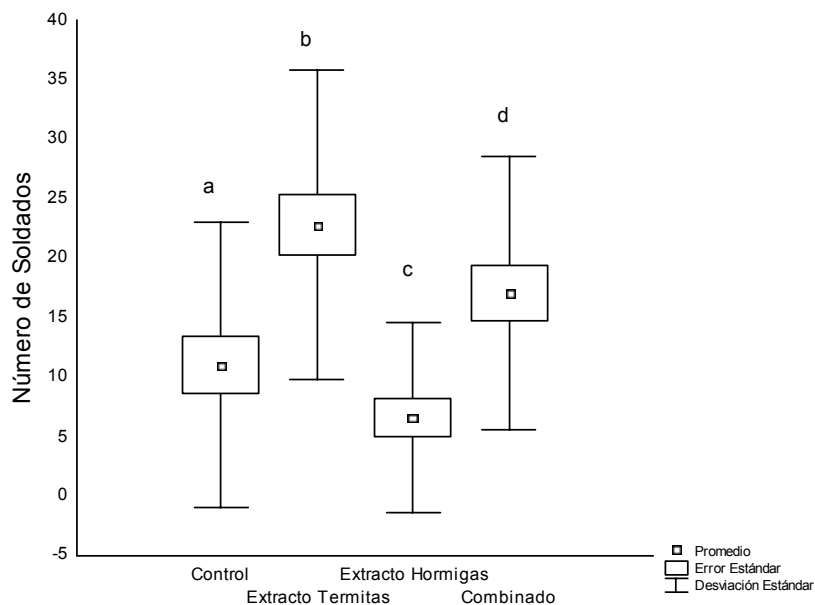
distintas situaciones de peligro. En: Farji-Brener, A. y G. Barrantes (eds.). Ecología Tropical y Conservación 2001-2. Universidad de Costa Rica y Organización para Estudios Tropicales. Pp. 36-38.

Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. The Ants. Harvard University Press. Boston, EUA. 732 p.

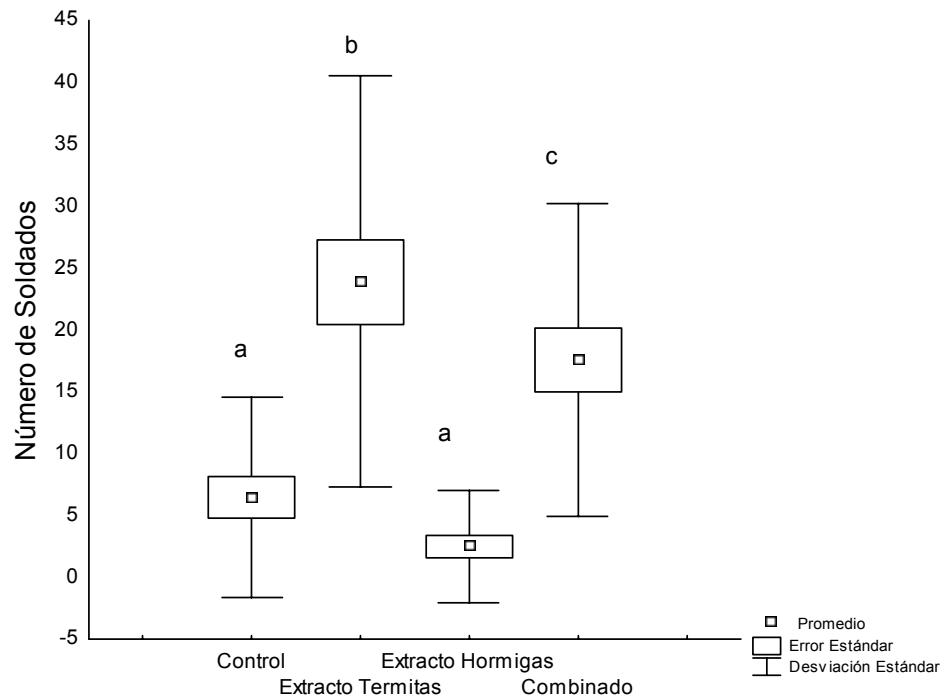
Lubin, D. 1991. *Nasutitermes* (comején, hormigas blancas, nasute termite, arboreal termite). En: D.H. Janzen (ed.). Historia Natural de Costa Rica. Editorial UCR, Costa Rica. Pp 757-759.

Schowalter, T.D. 2000. Insect Ecology: An Ecosystem Approach. Academic Press. New York, EUA.

483 p. [www.antworld.com](http://www.antworld.com)



**Fig. 1.** Número de soldados que salen por los agujeros para cada tratamiento en los 20 segundos posteriores a la perforación. N=25.



**Fig. 2.** Número de termitas que salen por los agujeros para cada tratamiento entre los 50 y 70 segundos posteriores a la perforación. N=25

## PEQUEÑAS SOCIEDADES SIN FINES DE LUCRO EN LOS PALMARES DE PARRITA

Jimena Puyana, Mariana Munguia, Susana Chamorro, Francisco Bascope, Mariana Pueta, Dora Susanibar, Carlos Vinueza y William Eberhard.

**Editor:** Ruth Salas

**Resumen.** Las arañas de la especie *Philoponella* sp. suelen formar agrupaciones de telas en los lugares que habitan. Evaluamos tres razones que podrían tener las arañas para agruparse: la posibilidad de conseguir un mayor número de presas, un mayor número de machos y la protección de sus huevos contra el parasitismo. También evaluamos si las anteriores razones determinan el tipo de telarañas que construyen: maraña, maraña orbicular y orbicular y por último definimos el patrón de distribución de estas arañas dentro del palmar. No encontramos evidencia que apoye la idea de que las arañas se agrupan para optimizar el número de presas, la cantidad de machos y la protección de sus huevos. Tampoco encontramos evidencia de que por alguna de estas razones las arañas están construyendo un determinado tipo de tela. Encontramos que las arañas se distribuyen agregadamente en el palmar.

**Palabras clave:** arañas, comportamiento, distribución, *Philoponella* sp., telaraña.

### Introducción

Las arañas se caracterizan por ser insectos poco sociales, muy agresivos y territoriales (Choe y Crespi 1997). Sin embargo, dentro de las arañas hay algunas excepciones, como de algunas especies de la familia Uloboridae que muestran cierto comportamiento gregario (Choe y Crespi 1997). El comportamiento social de tipo agregado podría brindar varias ventajas como la posibilidad de conseguir un mayor número de presas, un mayor número de machos y la protección de sus huevos contra el parasitismo. A su vez, el grado de agregación puede estar relacionado con el tipo de telaraña que construyen y con la forma como estas se distribuyen en el espacio que habitan.

Este trabajo tiene como objetivo probar varias hipótesis relacionadas con la ventaja de las agrupaciones para una especie de araña de la familia Uloboridae (*Philoponella* sp.). Suponemos que el éxito de captura de presas, el número de machos presentes en las telarañas y la posibilidad de que sus huevos sean parasitados determinan la agrupación de las telarañas. Por lo tanto esperamos que telarañas agrupadas tengan mayor cantidad de arañas alimentándose, mayor número de machos y menor número de huevos parasitados que telarañas solitarias. Finalmente queremos indagar si estos aspectos están asociados con el tipo de telaraña que construyen y con la distribución de las arañas en el palmar.

### Métodos

Realizamos este trabajo en una plantación de palma africana (*Elaeis guinensis*) en la localidad de Parrita, Puntarenas, Costa Rica. Muestreamos en total 145 palmas en 7 filas de palmas ubicadas en diferentes sitios dentro del palmar. Registramos el número total de telarañas con hembras maduras por palma, anotando si estaban solitarias o agrupadas. Para cada hembra registramos el comportamiento de alimentación (patas delanteras abiertas indican que los individuos están comiendo). En cada tela contabilizamos los machos presentes y recolectamos todas las bolsas de huevos encontradas con el fin de evaluar el nivel de parasitismo. También registramos el tipo de diseño de la tela (maraña, maraña orbicular y orbicular). Realizamos todas las

observaciones desde el suelo hasta los 1.5m de altura. Finalmente, registramos si las telarañas de *Philoponella* sp. tenían hilos conectados con telarañas de *Tidarren* sp. e *Ischnothele* sp.

## Resultados

Encontramos que la proporción de arañas alimentándose y de machos presentes fue independiente de si la telarana estaba agrupada o solitaria ( $X^2 = 0.97$ ,  $p = 0.45$ ,  $gl = 1$ ) y ( $X^2 = 0.76$ ,  $p = 0.38$ ,  $gl = 1$ ). Tampoco encontramos evidencia de parasitismo en huevos de telarañas agrupadas y de telarañas solitarias. El diseño de la telaraña (maraña, maraña orbicular y orbicular) tampoco estuvo influenciado por el tipo de agrupación de las hembras ni por la presencia de machos en las telas ( $X^2=0.34$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.84$ ;  $X^2=1.48$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.47$ ).

Encontramos que la distribución de las arañas en el palmar fue de tipo agregado. Para esto registramos un total de 111 individuos de *Philoponella* sp. agrupados en 50 palmas de las 145 palmas muestreadas (distribución de Poisson = 19.55,  $gl=2$ ,  $p<0.0001$ ). Finalmente, encontramos que *Philoponella* sp. prefiere compartir hilos de su telaraña con telarañas de *Tidarren* sp. más que con telarañas de *Ischnothele* sp. ( $X^2 = 28.02$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.001$ ).

## Discusión.

En nuestro trabajo no encontramos evidencias que apoyen la hipótesis de que telas agrupadas capturan más presas y más machos. Sin embargo algunos autores afirman que las arañas agrupadas logran capturar presas más grandes y con mayor eficiencia que individuos solitarios (Viera 1995, Eberhard com. pers.). En nuestro estudio la mayoría de arañas que evaluamos tenían las patas cerradas, lo cual nos indicaba que los individuos no estaban comiendo. En cuanto a la protección contra el parasitismo de los huevos no encontramos evidencia que apoye la idea que la agregación protege a los huevos de ser parasitados. Evaluamos 111 individuos y encontramos en total 18 bolsas de huevos, nueve para cada tipo de telaraña pero en ninguno de los casos hubo presencia de parasitismo. Pensamos que las condiciones de sequía de la temporada en que se realizó el estudio pudieron estar provocando que haya escasez de presas y parásitos. Para sortear este aspecto proponemos realizar este estudio en época húmeda cuando hay abundancia de presas.

Finalmente, tampoco encontramos que alguna de estas variables pudiera estar determinando el tipo de tela que las arañas prefieren construir. Sin embargo encontramos que *Philloponela* sp. mostró preferencia en construir su telaraña tomando como sustrato de apoyo la tela de *Tidarren* sp. (Theridiidae). Esto puede explicarse debido a que esta familia (Theridiidae) presenta un comportamiento social y comparte su espacio con otras especies de arañas que presenta un comportamiento periódicamente social. No encontramos individuos de *Philloponela* sp. utilizando como sustrato las telarañas de *Ischnothele* sp. ya que la distribución entre palmas de estas dos especies en ninguno de los casos coincidió.

## Referencias.

Arrollo V., O. Laverde & M. Pueta. 2005. Arácnido Busca Casa: Selección de Habitat por *Ischnothele* sp. para la Construcción de Telas. OET. Costa Rica.

Aviles, L., W. Maddison & P. Salazar. 2001. Arañas sociales de la Amazonía ecuatoriana, con notas sobre seis especies sociales no descritas previamente. *Revista Chilena de Historia Natural*. 74 (3):619 - 638. <<http://www.scielo.cl/scielo.php>



Shellman – Reeve, J.S. 1997. The spectrum of eusociality in termites. Pp 52 – 93. En J.C. Choe & B. J. Crespi (Eds.). Social Behavior in Insects and Arachnids. Cambridge, University Press, UK.

Viera, C. 1995. Discriminación por *Metepiera seditiosa* Keyserling (Araneae, Araneidae) en condiciones experimentales sobre dos presas frecuentes en el medio. J. Arachnology 23(1):16-23.

## APRENDIZAJE EN TERMITAS: DAÑO MECÁNICO Y ESTÍMULO DE ALERTA

J. Sebastián Tello, Horacio S. Ballina, Adriana López y Romina E. Principe

**Resumen.** En este estudio evaluamos si las colonias de termitas son capaces de asociar estímulos con efectos negativos. Se diseñó un experimento de campo para comprobar la asociación estímulo condicionado-estímulo incondicionado-respuesta. Se seleccionaron termiteros a los que se aplicó alcohol como estímulo condicionado asociado a un daño mecánico. Este proceso de entrenamiento se repitió tres veces en cada uno de los termiteros. Además se seleccionaron termiteros como control a los que no se les aplicó el entrenamiento. La respuesta en los termiteros sometidos a entrenamiento fue significativamente diferente de los controles, sin embargo no se detectaron diferencias significativas entre el número de termitas que salieron de los termiteros sometidos a entrenamiento, cuando se aplicó el estímulo condicionado y cuando no se aplicó. Una posible toxicidad del estímulo condicionado y un bajo nivel de repeticiones del entrenamiento pueden haber afectado la respuesta de las colonias. Nuestros resultados sugieren la ausencia de capacidad de aprendizaje en las termitas

**Palabras clave:** aprendizaje, conducta, *Nasutitermes*, termitas

### Introducción

El aprendizaje es un cambio duradero en la conducta a través de la experiencia. Este mecanismo provee numerosas ventajas a los organismos; por ejemplo, incrementa la flexibilidad de las respuestas a variaciones impredecibles en la disponibilidad de recursos.

El mecanismo más sencillo por el cual los organismos aprenden las relaciones entre estímulos y llegan, en consecuencia, a modificar su comportamiento, es lo que se conoce como condicionamiento clásico. Este permite que los animales aprovechen una secuencia lógica y ordenada de acontecimientos y aprendan qué estímulos suelen acompañar a determinados hechos (Leahey y Harris, 1996). Sin embargo, dependiendo de la escala temporal del estudio, el aprendizaje puede ser difícil de demostrar debido a que el desempeño puede mejorar con la experiencia simplemente debido a la maduración de los sistemas neuromusculares.

Los estudios de aprendizaje en animales se han concentrado en vertebrados, y existen pocas investigaciones en relación a este proceso en los insectos. Esto ocurre a pesar de que muchos invertebrados pueden ser altamente eficientes en la adquisición de recursos y la defensa frente a amenazas, tal vez como un resultado del aprendizaje. Además, muchos insectos sociales, son altamente especializados en la transmisión de señales las cuales les permiten comunicarse y en consecuencia tener respuestas masivas frente a distintos estímulos (Schowalter, 2000).

Tomando esto en cuenta, consideramos que es posible que las colonias de insectos eusociales, cambien su conducta a través del aprendizaje de sus miembros, asociando estímulos con fenómenos adversos. En el presente estudio se evaluó esta hipótesis investigando la capacidad de asociación estímulo-suceso de las colonias de termitas del género *Nasutitermes* presentes en plantaciones de palma africana en la localidad de Parrita, Costa Rica.

### Métodos

Diseñamos un experimento de campo en el que se definió a:

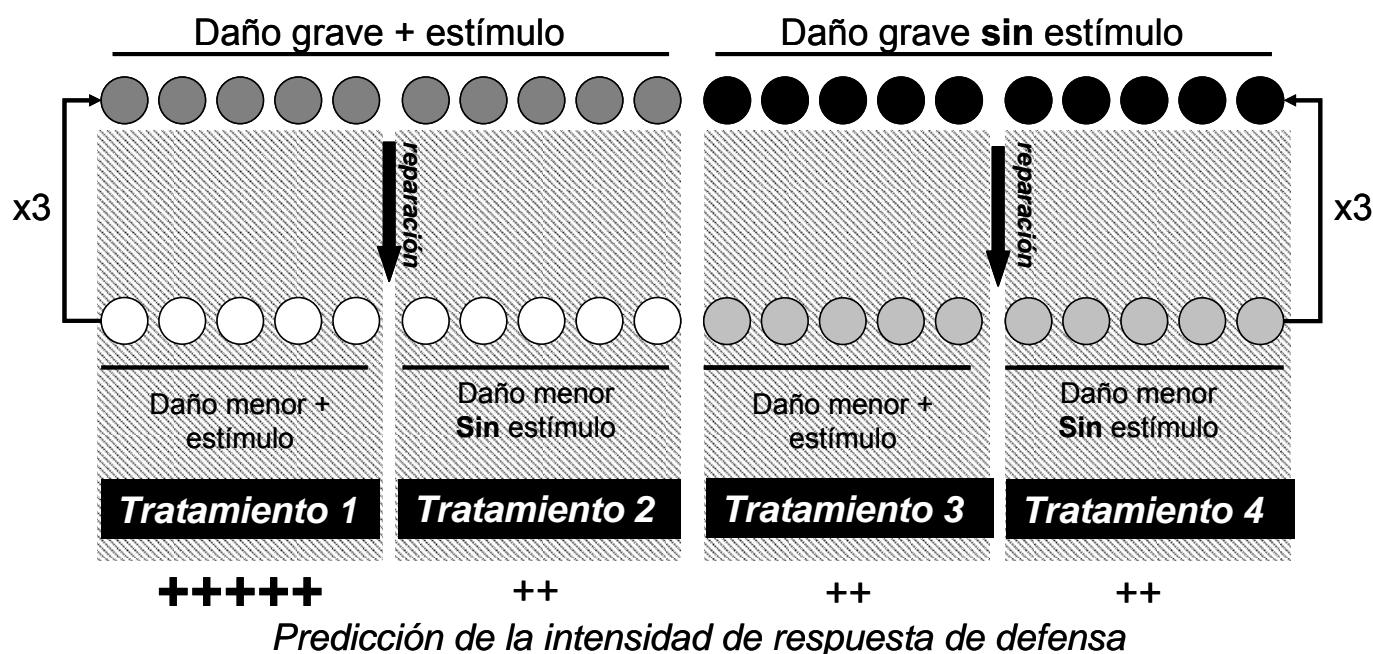
(a) Un daño físico grave a la colonia como **estímulo incondicionado**. Este daño consistió en provocar un excavado rectangular de aproximadamente 15 por 3 centímetros sobre la pared en la parte más ancha del termitero.

(b) La presencia de alcohol sobre el termitero como **estímulo condicionado**. Esto se logró aplicando etanol al 36% con un rociador sobre la pared del termitero en el lugar donde el estímulo incondicionado iba a aplicarse.

El experimento se llevó a cabo de la siguiente manera: se tomaron dos grupos de diez termiteros cada uno. Uno de estos grupos fue sujeto a entrenamiento recibiendo la aplicación del estímulo condicionado, mientras que el otro no. Para los termiteros entrenados, el proceso consistió en la aplicación del estímulo condicionado seguido por el estímulo incondicionado. En cambio, al grupo de termiteros no-entrenados solamente se le aplicó el estímulo incondicionado. En ambos casos, se permitió que la colonia repare total o parcialmente los daños generados y se repitió el proceso correspondiente por tres ocasiones. Luego de la tercera reparación, tanto el grupo de entrenados como el de no-entrenados se dividió en dos subgrupos (de cinco termiteros cada uno), a los que, a su vez, se les aplicó el estímulo condicionado o no y se midió la respuesta. Para poder medir esta respuesta, generamos un daño muy pequeño, el que definimos como un agujero circular de aproximadamente un centímetro de diámetro. Así, obtuvimos la respuesta de cada uno de cuatro tratamientos. El diseño del experimento se puede observar en la figura 1.

Si los individuos en las colonias de termitas pueden aprender, esperábamos una respuesta mucho mayor para las colonias que eran entrenadas y que, además, recibieron el estímulo condicionado antes de medir la respuesta de defensa (tratamiento 1; figura 1). Esto demostraría que las termitas al percibir el alcohol pueden predecir un daño grave del termitero y reaccionar más fuertemente con el fin de hacer frente a la causa del mismo. El resto de tratamientos sirven como diferentes niveles de control: (a) si no existiesen diferencias con el tratamiento 2 no podríamos distinguir los resultados por aprendizaje de un posible efecto causado simplemente por el proceso de entrenamiento; (b) si no existen diferencias con el tratamiento 3, no se podría diferenciar entre el efecto causado por el aprendizaje del posible efecto aislado de la sustancia utilizada como estímulo condicionado y (c) si no existen diferencias con el tratamiento 4, no podría distinguirse el aprendizaje de la reacción en condiciones normales de las colonias.

Finalmente, se tomaron medidas del alto y ancho del termitero. La multiplicación entre estas dos medidas fue utilizada como una referencia del tamaño del termitero.



**Figura 1.** Diseño del experimento y predicción sobre la respuesta de termitas a los distintos tratamientos.

Analizamos los datos utilizando un análisis de covariancia, excluyendo el posible efecto del tamaño al introducir a este factor como una covariable. Luego, se utilizó una prueba a posteriori de Duncan para diferencias grupos de tratamientos. También, con el fin de observar si existía algún efecto de la acumulación de la estimulación por alcohol sobre los termiteros, se llevó a cabo una correlación no-paramétrica de Spearman entre el número de termitas y los tratamientos ordenados ascendentemente en función del número de veces que fueron rociados con etanol.

## Resultados

Los termiteros tuvieron respuestas distintas dependiendo de los tratamientos ( $F = 5,8$ ;  $gl = 3$ ;  $p = 0,003$ ). Se registró un número significativamente menor de termitas en los tratamientos que recibieron el condicionamiento con alcohol (1 y 2;  $p = 0,425$ ) con respecto a los que no recibieron el condicionamiento (3 y 4;  $p = 0,250$ ). Sin embargo, dentro de estos grupos no se detectaron diferencias significativas (Fig. 2).

El análisis de correlación de Spearman (Fig. 3) mostró una asociación estadísticamente significativa entre el número de termitas que salieron del termitero y la cantidad de veces que se aplicó alcohol a cada tratamiento ( $p < 0.000$ ,  $r_s=0.594$ ).

## Discusión

Un número menor de termitas salieron de las colonias que recibieron el condicionamiento con alcohol probablemente debido a que éste tuvo algún efecto inhibitorio sobre la respuesta de las termitas frente a este estímulo. El efecto inhibitorio del alcohol pudo haber ocurrido debido a un simple efecto tóxico de la acumulación de etanol. A pesar de que no se conoce el efecto exacto de las concentraciones bajas de etanol sobre las termitas, la relación inversa entre el número de termitas y el número de veces que se aplicó alcohol, sugiere que esto es probable.

También, es posible que haya ocurrido una asociación inversa entre estímulos debido a la toxicidad del etanol. Es decir las termitas realmente asociaron el alcohol con el daño, pero, considerando al primero como estímulo incondicionado y al segundo como el condicionado, inversamente a lo esperado. Este tipo de resultados en experiencias de aprendizaje ya ha sido reportado, ya que no es posible saber cual es el orden en el que los individuos asocian los estímulos. En consecuencia, ante la presencia de un daño las termitas no salieron del termitero debido a que asociaron este daño con el alcohol, el cual tiene aparentemente un efecto negativo sobre las colonias.

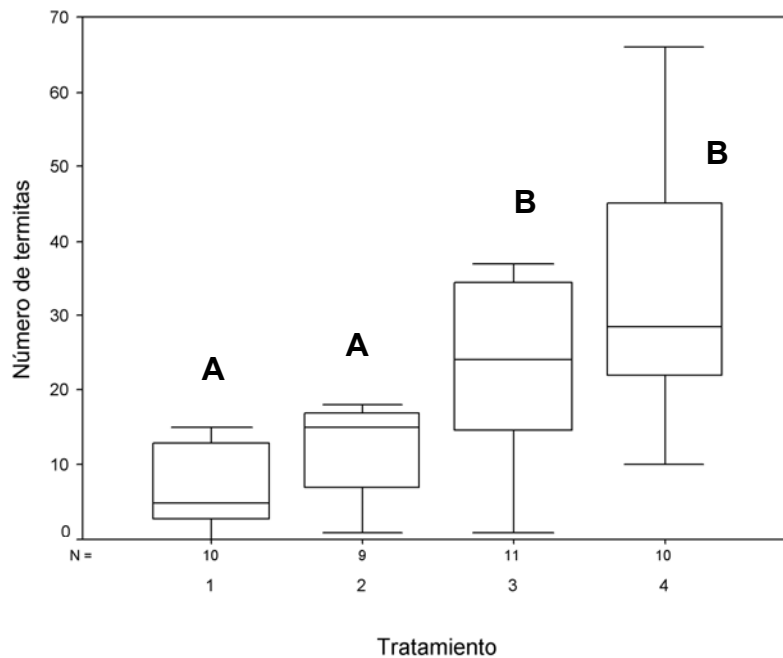
Es importante considerar el efecto del estímulo condicionante antes de utilizarlo en experimentos de aprendizaje. Lo adecuado sería utilizar estímulos con efectos inocuos pero perceptibles por las termitas, como por ejemplo vibraciones o temperatura. Además, se debe tener en cuenta que quizás el número de veces que se aplicó el estímulo condicionante en la fase de adquisición no fue suficiente como para lograr algún tipo de aprendizaje en la colonia. Sin embargo, los tratamientos que recibieron el entrenamiento no fueron diferentes, lo que podría sugerir que estas colonias están respondiendo a la experiencia adquirida durante el proceso de entrenamiento.

**Agradecimientos:** A Mariana P. por facilitarnos material bibliográfico de gran utilidad.

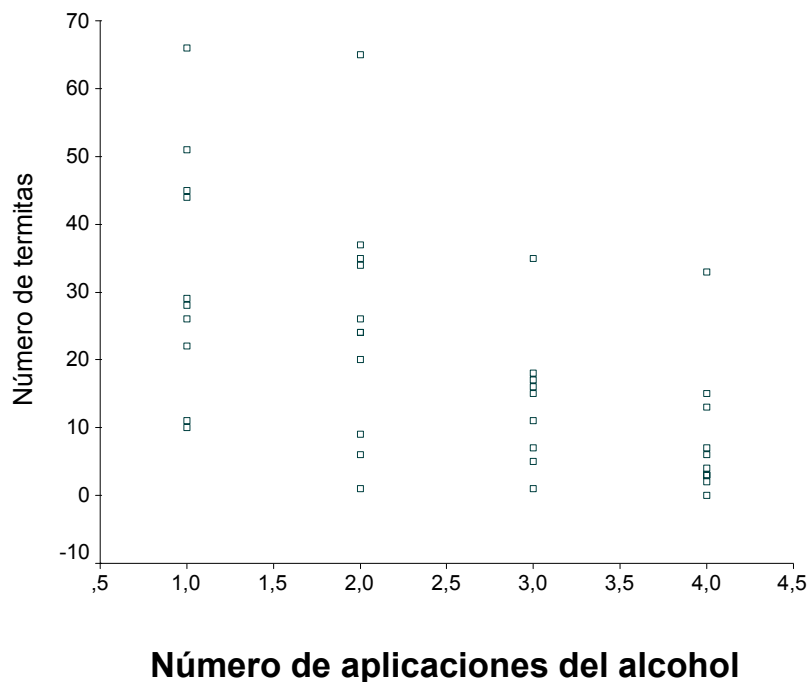
## Referencias

Leahey, T. H. y R. J. Harris. 1996. Aprendizaje y Cognición.

Schowalter, T. D. 2000. Insect Ecology. A ecosystem approach. Academic Press, London.



**Fig. 2.** Valores medios del número de termitas que salieron del termitero a los 20 seg. en cada tratamiento. Las letras distintas indican diferencias significativas ( $p = 0,003$ ).



**Fig. 3.** Correlación de Spearman entre el número de termitas que salieron de los termiteros y la cantidad de veces que se aplicó alcohol a cada uno de ellos ( $r_s = 0.594$ ;  $p < 0.01$ ).

## RECLUTAMIENTO DE TERMITAS SOLDADOS (*NASUTITERMES* SP.) DEBIDO A DAÑO MECÁNICO EN LA COLONIA

Diego Cadenas, Karolina Fierro Calderón y Alejandro Muñoz

**Resumen.** Determinamos (1) si existe reclutamiento de soldados de *Nasutitermes* sp. al lugar en que ocurre un daño mecánico en el termitero, (2) si la señal de alarma tiene un límite espacial de propagación y (3) si este límite se incrementa al aumentar el daño. Realizamos un agujero como primer estímulo en el centro del termitero y contamos el número de soldados que salían a través del mismo durante 20 segundos. Una vez finalizado este lapso, perforamos tres puntos simultáneamente, a diferentes distancias a partir del primer agujero, y contabilizamos el número de soldados. Encontramos reclutamiento hacia el lugar del daño mecánico. La cantidad de individuos que responde al estímulo fue constante si los agujeros coincidían con el área de concentración de soldados producto del reclutamiento. Al sobrepasar esta área y acercarse al límite de propagación de la señal, el número de soldados que responden decreció. El límite de propagación de la señal aumenta conforme aumenta el daño mecánico producido, debido a un aumento en el reclutamiento de termitas. Por tratarse de animales pequeños, el valor adaptativo del reclutamiento reside en la capacidad de responder de forma masiva ante una amenaza para la colonia.

**Palabras clave:** reclutamiento, señal de alarma, termitas

### Introducción

Una de las ventajas de los insectos sociales es la capacidad de defenderse en forma coordinada de sus depredadores (Schowalter 2000), lo cual requiere de una comunicación eficiente y rápida entre los miembros de la colonia. En el caso de las termitas esta comunicación se lleva a cabo principalmente a través de feromonas (Lubin 1991, Schowalter 2000). Una vez percibido un potencial peligro por parte de uno o varios miembros de la colonia, estos envían señales dentro del termitero que de alguna manera se transmiten a través de éste.

En un pequeño experimento piloto, observamos que las termitas respondían en menor número a un segundo daño mecánico. No obstante, desconocemos si las termitas una vez que reciben la señal acuden al sitio del estímulo, es decir, son reclutadas. En este trabajo analizamos algunos aspectos del reclutamiento: si las termitas soldados son reclutadas al lugar en que ocurre un daño mecánico, considerando que el número de soldados que responden a un daño posterior va disminuir conforme disminuye la distancia al lugar del daño inicial. Por otra parte, si la señal de alerta del daño inicial tiene un límite espacial, una vez superado este límite el número de soldados que responden a un daño posterior debe ser similar al del daño inicial. Adicionalmente, si el límite espacial de la señal de alerta varía con respecto al tamaño del estímulo, al aumentar el tamaño del daño el límite debería ubicarse a una mayor distancia.

### Métodos

Seleccionamos un total de 43 termiteros en una plantación de palma africana (*Elaeis guianensis*), en Parrita. En cada uno de estos termiteros realizamos cinco agujeros de 0.5 cm de diámetro y 1.5 cm de profundidad, con lápices de grafito No. 2. Para realizar los agujeros de forma uniforme, colocamos la punta del lápiz justo sobre la superficie del termitero, y lo empujamos hasta que la punta se hundiera 1.5 cm.

Ubicamos el primer agujero, en adelante denominado “agujero inicial”, en una posición lo más cercana posible al centro del termitero, y alrededor de este punto realizamos los demás agujeros. Este primer agujero sirvió como estímulo para el eventual reclutamiento de soldados, y además lo utilizamos como un indicador del número de soldados que responden de forma natural a este estímulo. Veinte segundos después de realizado el agujero inicial, hicimos el segundo agujero a 2 cm de distancia, en adelante denominado “control”. Este agujero lo realizamos para determinar si ocurre una acumulación de soldados en torno al lugar daño inicial.

Los últimos tres agujeros, en adelante denominados “tratamientos”, los realizamos simultáneamente después de 50 segundos de realizado el primero, a distancias de 5, 10 y 15 cm a partir de este, respectivamente. Ubicamos estos tres agujeros en direcciones distintas, tratando de dejar el mayor espacio posible entre ellos y su distribución en el espacio varió entre termiteros, haciendo girar el conjunto de tres agujeros una posición en dirección horaria en cada nuevo termitero.

Contamos el número de soldados de *Nasutitermes* sp. que salió de cada agujero durante los 20 segundos posteriores a la realización del daño. Medimos el largo y ancho máximos del termitero y calculamos el área de la superficie del domo tratándolo como un rectángulo.

Para determinar si el límite espacial de propagación se incrementa al aumentar el daño, seleccionamos un total de 25 termiteros en la misma plantación. En cada uno de estos termiteros realizamos cuatro agujeros. En este caso, el agujero inicial fue realizado con el borde de una regla de plástico, resultando en un agujero de 3 cm de diámetro y 0.5 cm de profundidad. Contamos el número de soldados que salieron de este agujero durante 20 segundos; 30 segundos después de terminado este conteo realizamos los otros tres agujeros de forma simultánea, siguiendo el procedimiento descrito anteriormente. En este caso ubicamos los tratamientos a distancias de 10, 15 y 20 cm a partir del agujero inicial.

Para comparar el número de soldados que salió del agujero en cada tratamiento realizamos análisis de varianza de dos vías, considerando los termiteros en que se llevaron a cabo las pruebas como bloques, y una prueba *a posteriori* de Duncan. Para determinar si existe relación entre el tamaño del termitero y la cantidad de soldados que salen por los agujeros, utilizamos una correlación de Pearson, tanto para el número de soldados que salieron del agujero inicial como para el tratamiento a 10 cm .

## Resultados

En el primer experimento el número de soldados de *Nasutitermes* sp. que salieron del agujero inicial fue de  $10.3 \pm 9.3$  individuos (Fig. 1). Un número similar de soldados respondió al realizar tanto el control, como los tratamientos a 5 y 15 cm. El número de soldados que salieron del tratamiento realizado a 10 cm fue menor al observado en el agujero inicial, control y tratamiento a 5 cm, y similar al observado en el tratamiento a 15 cm ( $F = 3.35$ ,  $p = 0.01$ ,  $gl = 4/172$ ).

El tamaño del termitero no influyó sobre el número de soldados que responden al daño mecánico del agujero inicial ( $r = -0.0004$ ,  $p = 0.99$ ), ni sobre el número de soldados que salen en el tratamiento a 10 cm ( $r = 0.107$ ,  $p = 0.50$ ). En el segundo experimento, el número de soldados que salieron del agujero inicial fue mayor al número de soldados que salieron de los agujeros correspondientes a los tratamientos a 10, 15 y 20 cm ( $F = 20.11$ ,  $p < 0.001$ ,  $gl = 3/66$ ), y el número de soldados entre estos tratamientos fue similar (Fig. 2). El número de soldados se duplicó al aumentar el tamaño del agujero inicial en el segundo experimento.

## Discusión

Encontramos que a una distancia de 10 cm a partir del daño inicial hay una reducción en el número de soldados que salen por el agujero. Una vez sobrepasada esta distancia, el número de soldados tiende a igualarse con el número que salió por el agujero inicial. Esto sugiere que este tratamiento se encuentra próximo al límite de la señal de alarma causada por el daño mecánico. Creemos que los soldados están siendo reclutados al punto del daño inicial, lo cual representa un flujo en esta dirección y se expresa en una disminución de densidad de estos individuos en las localidades cercanas al límite de la señal.

Creemos que los soldados reclutados hacia el punto en que ocurrió el agujero inicial se acumulan en la periferia del mismo. Un indicio de esta acumulación fue la aparición de un número similar de soldados en el agujero control en comparación con el agujero inicial. Si el reclutamiento no hubiera ocurrido, dada la cercanía de estos puntos, el número de soldados observados para el agujero control debería haber sido menor al observado para el agujero inicial, ya que el número de individuos disponibles se hubiera dividido entre los dos agujeros. Además, debido a que el número de soldados que salieron del tratamiento a 5 cm fue similar al número observado para el agujero inicial, asumimos que la zona de acumulación de soldados se extiende hasta incluir este punto.

Los resultados observados en el segundo experimento apoyan las afirmaciones anteriores. El no haber encontrado una disminución en el número de soldados en ninguno de los tratamientos realizados implica que la zona límite se pudo haber desplazado más allá de las distancias medidas. Ya que el número de soldados observados para todos los tratamientos fue similar, creemos que la zona de acumulación de soldados se extiende (al menos) hasta los 20 cm al incrementar la magnitud del daño inicial.

Debido a la estructura del termitero, el cual está construido como una red de tabiques que pueden limitar la circulación del aire, las feromonas que sirven como vehículo de propagación del mensaje de alerta deben ser transmitidas de individuo a individuo a lo largo del termitero. Por lo tanto, el reclutamiento va a ocurrir entre individuos que se encuentran cerca. La propagación de este mensaje determina el reclutamiento de soldados, pero ambos procesos están ocurriendo en direcciones contrarias: el reclutamiento ocurre hacia el lugar del daño mecánico y la señal de alarma se dispersa hacia la periferia del termitero. Por lo tanto, la tasa de reclutamiento es el factor que define el límite de propagación de la señal, ya que los soldados que pueden continuar transmitiendo el mensaje se están desplazando hacia el lugar de origen de la señal, disminuyendo la concentración de feromonas a medida que aumenta la distancia del punto en que ocurrió el daño. Otra posibilidad puede ser que dependiendo del estímulo inicial se libera una cantidad de hormona proporcional al tamaño del daño, y esto determina el número de miembros que son reclutados.

Nuestros resultados indican que existe reclutamiento de soldados de *Nasutitermes* hacia el lugar en que ocurre un daño mecánico en el termitero. La señal de alarma producida por este estímulo tiene un límite de propagación, y una vez este límite es superado la respuesta de soldados tiende a igualarse al número natural de soldados que responden a este daño. El límite espacial de propagación de la señal que causa el reclutamiento de soldados aumenta conforme se incrementa la magnitud del daño mecánico. Por tratarse de animales pequeños, el valor adaptativo del reclutamiento reside en la capacidad de responder de forma masiva ante una amenaza para la colonia.



## Referencias

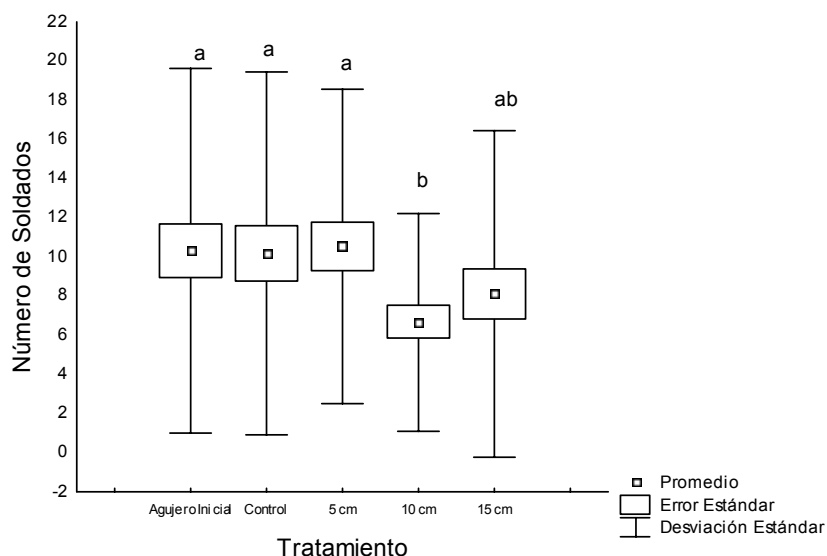
Borror, D.J., D. De Long y C.A. Triplehorn. 1989. An introduction to the study of insects. 6ta ed.

Saunders College Publishing, Chicago.

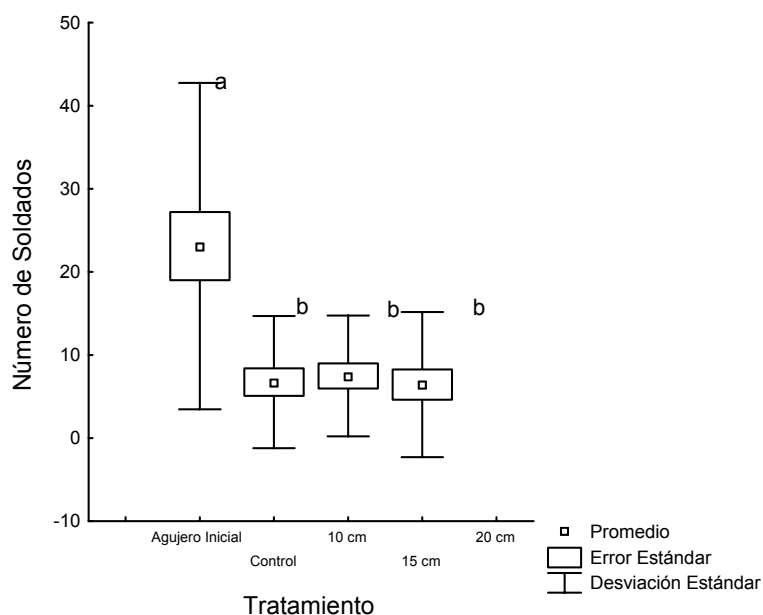
Lubin, D. 1991. *Nasutitermes* (comején, hormigas blancas, nasute termite, arboreal termite). En: D.H. Janzen (ed.). Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica. Pp 757-759.

Schowalter, T.D. 2000. Insect Ecology: An Ecosystem Approach. Academic Press. Estados Unidos.

473 p.



**Fig 1.** Número de soldados de *Nasutitermes* sp. que salen por los agujeros para cada tratamiento, primer experimento. N = 45.



**Fig. 2.** Número de soldados de *Nasutitermes* sp. que salen por los agujeros para cada tratamiento, segundo experimento. N = 23.

## ARACNIDO BUSCA CASA: SELECCIÓN DE HABITAT POR *ISCHNOTHELE* SP. (ARANAE: DIPLURIDAE) PARA LA CONSTRUCCIÓN DE TELAS

Víctor Arroyo, Oscar Laverde, y Mariana Pueta

**Resumen:** Analizamos si la distribución agregada de *Ichnothele* sp. puede estar dada por la disponibilidad de alimento o soporte para la construcción de sus telas. Considerando la cobertura vegetal como indicadora de presas potenciales, correlacionamos el número y tamaño de telas de araña presentes en fustes de palma africana (*Elaeis guianensis*) con el número de brácteas y porcentaje de cobertura a distintos niveles. Además evaluamos si las arañas prefieren utilizar vegetación verde o seca para la fijación de sus telas. El número de telas se incrementó con el porcentaje de cobertura vegetal total del fuste y el porcentaje de cobertura vegetal seca por debajo de 1.5 m de altura. El tamaño de las telas también se correlacionó positivamente con la cobertura total del fuste. Encontramos una mayor proporción de telas fijadas a sustrato seco. Estos resultados sugieren que la distribución agregada de arañas podría estar dada por dos tipos de selección a distintos niveles: (1) la selección entre palmas estaría dada por la cobertura vegetal (i.e., disponibilidad de alimento), y (2) la selección dentro de las palmas estaría dada principalmente por la disponibilidad de vegetación seca para la fijación de telas.

**Palabras clave:** Dipluridae, *Ichnothele* sp., selección de hábitat, tela de araña.

### Introducción.

La distribución de los organismos depende de sus características biológicas y ecológicas. Por ejemplo, la selección de hábitat puede responder a la disponibilidad de alimento, la protección contra los depredadores, y la reproducción. En el caso de las arañas tejedoras, la selección del hábitat está determinada principalmente por la disponibilidad de alimento y espacio para la construcción de las telas de araña (Foelix 1996).

En el palmar de palma africana (*Elaeis guianensis*) de Parrita, las telas de araña de *Ichnothele* sp. se encuentran en forma agregada, de modo que algunas palmas presentan muchas telas mientras que otras no presentan ninguna. En este estudio analizamos algunas variables que pueden estar determinando este tipo de distribución, particularmente la disponibilidad de recursos alimenticios y soporte para la construcción de telas. Puesto que fustes con mayor cobertura vegetal pueden ser refugio para insectos (recurso alimenticio para arañas), esperamos encontrar una mayor cantidad de telas en fustes con mayor cobertura vegetal. Por otro lado, dado que sólo consideramos el número de telas observadas por debajo de 1.5 m del fuste, esperamos que la cobertura por debajo de esta altura, al igual que el número de brácteas, se relacionen positivamente con el número y tamaño de las telas, ya que las arañas utilizan las brácteas como refugio y la cobertura vegetal para la fijación de las plataformas que caracterizan sus telas.

### Métodos.

Este estudio lo realizamos en una plantación de palma africana (*Elaeis guianensis*) localizada en Parrita, Puntarenas. Seleccionamos aleatoriamente 40 palmas. En cada una contamos el número de telas de araña de *Ichnothele* sp. (Fam. Dipluridae) y el número de brácteas del fuste hasta una altura de 1.5 m. En esta franja también medimos el porcentaje de cobertura vegetal (compuesto principalmente por Pteridófitos y Briófitos epífitos) utilizando una cuadrícula sobre un acetato. Para calcular

la cobertura nos ubicamos a 2 m de distancia del fuste y sujetando el acetato con el brazo extendido estimamos la proporción de la cobertura vegetal seca y verde mirando a través del mismo. Esta medida fue calculada en 4 puntos (norte, sur, este y oeste), y para los análisis consideramos el promedio de estos datos. Además, desde una distancia aproximada de 10 m, estimamos la cobertura total (seca y verde) del fuste. También medimos el tamaño (largo x ancho x profundidad) de las tres telas mas grandes, anotando el tipo de soporte utilizado para fijarla (vegetación verde o vegetación seca).

Realizamos pruebas de correlación lineal simple para determinar la relación entre el número y tamaño de las telas con las cuatro medidas de cobertura vegetal y número de brácteas. Utilizamos la prueba de distribución Poisson para detectar cual es la distribución espacial de la cobertura entre las palmeras. Finalmente, realizamos una prueba de bondad de ajuste (Chi-cuadrado) para detectar preferencias por el tipo de soporte vegetal utilizado para la fijación de las telas, tomando en cuenta la disponibilidad de la cobertura vegetal verde y seca para calcular las frecuencias esperadas.

## Resultados.

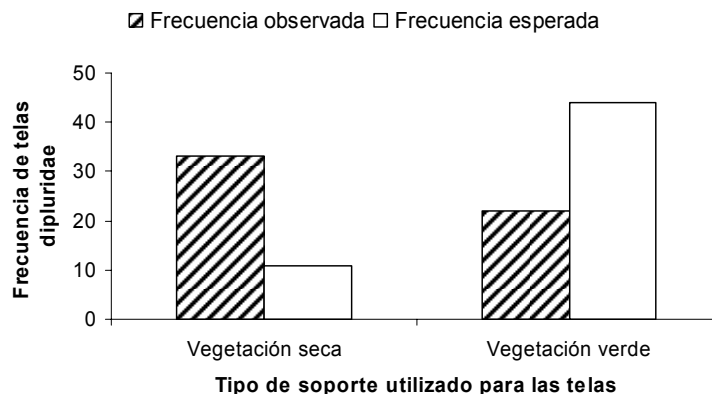
El número de telas de araña se correlacionó positivamente con el porcentaje de cobertura vegetal total del fuste y con el porcentaje de cobertura vegetal seca hasta 1.5 m. Sin embargo, no encontramos una asociación entre el número de telas de araña con las otras medidas de cobertura ni con el número de brácteas (Tabla 1). La distribución de frecuencias esperadas según Poisson, nos indicó que la distribución de la cobertura vegetal en fustes de palmas es agregada ( $p < 0.001$ ).

El tamaño de la tela de araña sólo se asoció positivamente con el porcentaje de cobertura total del fuste (Tabla 1). Las telas de araña se fijaron preferentemente sobre soportes de vegetación seca ( $X^2 = 55.97$ , g.l. = 1,  $p < 0.0001$ , Fig 1).

**Tabla 1.** Coeficientes de correlación lineal entre el número de brácteas y diferentes tipos de cobertura vegetal estimados, y el tamaño y número de telas presentes en 40 palmas africanas (*Elaeis guianensis*).

	%Cobertura seca	%Cobertura verde	%Cobertura verde + seca	%Cobertura total del fuste	No. Bracteas
No. telas dipluridae	0.42**	-0.005	0.16	0.37**	0.14
Tamaño de la tela	0.17	0.08	0.15	0.36*	-0.06

\* $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$



**Fig. 1.** Frecuencias observadas y esperadas del tipo de soporte utilizado para fijar las telas de araña de *Ichnothele* sp.

### Discusión.

Los resultados sugieren que la abundancia de telas de araña puede estar dada en mayor medida por la cobertura total del fuste y no tanto por la cobertura de la parte inferior del mismo donde se ubican las telas. Tomando en cuenta que estas telas presentan plataformas extendidas hacia el exterior para capturar insectos que caen de la parte superior de las palmas, este resultado nos indica que la cantidad de telas encontradas en una palma depende en mayor medida del recurso alimenticio ofrecido por la cobertura total del fuste que la cobertura vegetal próxima a la tela. Esta hipótesis estaría apoyada también por la relación entre el tamaño de las telas y el porcentaje de cobertura total, ya que las palmas de mayor cobertura fueron las que presentaron telas de mayor tamaño. Por otro lado, la cobertura vegetal del fuste se localiza principalmente por encima del metro de altura (obs. per.), y por lo tanto, la medida de cobertura por debajo de 1.5 m de altura no sería un buen indicador de la disponibilidad de alimento. Finalmente hay que tener en cuenta que la distribución de la cobertura vegetal total del fuste mostró una distribución agregada. Entonces, la distribución agregada de *Ichnothele* sp. estaría explicada principalmente por la selección de palmas con mayor oferta de insectos.

Las arañas prefirieron utilizar sustrato vegetal seco para fijar sus telas. Posiblemente la cobertura vegetal verde de la parte inferior del tronco no fue importante como soporte, porque el crecimiento y movimiento de las plantas por efecto del viento podrían ocasionar daños en la tela. Quizás por esta razón encontramos que el número de telas no se relacionó con el porcentaje de cobertura vegetal verde por debajo de 1.5 m. Este resultado sugeriría que existe una selección dentro de la palma por aquellas partes con mayor disponibilidad de sustrato vegetal seco para hacer las telas. Sin embargo, otra hipótesis alternativa a este resultado es que este tipo de cobertura vegetal podría estar ofreciendo un microclima mejor para las arañas, independiente de la oferta de alimento.

El número de telas no se relacionó con el número de brácteas. Al parecer esta especie de araña, dentro de la palmas, selecciona brácteas con más espacio interno, ya que es utilizado como refugio (Susanibar & Vinueza, este volumen). Por lo tanto, una palma posiblemente es seleccionada por el tamaño que ofrecen sus brácteas y no por el número de éstas. Además, el número de brácteas no mostró una variación muy grande, reduciendo el efecto de esta variable sobre el número de telas.

En conjunto, este estudio sugiere que la distribución agregada de arañas podría estar dada por una selección a distintos niveles: (1) la selección entre palmas estaría dada por la cobertura vegetal (que podría suponer mayor disponibilidad de alimento para las arañas), y (2) la selección dentro de las palmas vendría dada principalmente por la disponibilidad de vegetación seca (que es utilizada para la fijación de las telas).

Por lo tanto, como señala Foelix (1996) para arañas tejedoras, la selección del hábitat por esta especie de Dipluridae está determinado por la disponibilidad de alimento y espacio para la construcción de las telas de araña.

### **Referencias**

Foelix, R. F. 1996. Biology of Spiders. Oxford Univ. Press, Inc. N. Y. Pp 236 240.

Susanibar, D. y Vinuesa, C. En preparación. Selección de habitación de *Ischnotele* sp en los palmares de Parrita. Curso de Ecología Tropical y Conservación 2005-2. Universidad de Costa Rica y Organización para Estudios Tropicales.

## NOTA CORTA

### SELECCIÓN DE HABITACIÓN DE LOS *ISCHNOTHELE SP.* (FAM: DIPLURIDAE) EN LOS PALMARES DE PARRITA

Dora Susanibar y Carlos L. Vinueza .

**Palabras clave:** brácteas, *Ischnothele sp.*, palma, selección de hábitat, telarañas

Las plantaciones de palma africana *Elaeis guineensis* en Parrita, ofrecen varios ambientes y micro-habitats, que favorecen el establecimiento de una gama de especies entre ellos las arañas. Las condiciones favorables que se dan para la fauna temporal o residente, estaría representada en la cantidad y calidad de recursos alimenticios (presas), en lugares seguros y estables para establecer telarañas (Begon et al 1986). La familia Dipluridae, elaboran telas en forma de plancha con orificios tubulares de entrada-salida. Observamos como patrón la preferencia de las arañas por construir telarañas en cavidades, las cuales se localizaban entre el fuste del tallo y las brácteas de las palmas. Basado en este patrón evaluamos el efecto entre las palmas y arañas, junto con la influencia de la amplitud de las brácteas de la palma africana (*Elaeis guineensis*) en *Ischnothele sp.*, tomando en cuenta la construcción de las telarañas.

Realizamos este estudio en una plantación de palma africana (*Elaeis guineensis*) ubicada en Parrita, Costa Rica. Ubicamos 20 palmas con la mayor cantidad de brácteas ocupadas por telas de *Ischnothele sp.*, de las cuales medimos los siguientes datos: (1) El espacio en forma perpendicular que existe entre el borde interno de las brácteas y el fuste (amplitud de bráctea), (2) el diámetro del orificio de entrada del túnel, el cual tomamos como un estimador del tamaño de araña, y (3) categorizamos las telas en pequeña (p), mediana (m) y grande (g).

Realizamos una regresión entre la amplitud de la bráctea (variable independiente) y el diámetro del orificio de la tela (variable dependiente), para determinar una posible relación. Ejecutamos un análisis de Kruskal-Wallis, donde comparamos la amplitud de las brácteas ocupadas por los dipluridos y aquellas desocupadas. Evaluamos la relación entre el tamaño de las telas (p), (m), (g) y la amplitud de las brácteas, así como el tamaño de la tela y el tamaño de la araña (orificio) utilizando correlaciones no paramétricas de Spearman.

Encontramos una asociación positiva entre el número de telas y la apertura de las brácteas. Aparentemente estas últimas ofrecen espacios adecuados para la construcción de sus telas, por lo tanto la amplitud de la bráctea determina el diámetro del orificio ( $R^2= 0.20$ ,  $F=2.123$ ,  $p= 0.00001$  Fig. 1). Existe una asociación entre las telas más grandes y brácteas con mayor amplitud ( $R_s= 0.24$ ,  $p< 0.05$ ) y el diámetro de orificio ( $R_s= 0.94$ ,  $p< 0.05$ , Fig.2 y 3).

Encontramos una mayor abundancia de arañas *Ischnothele sp.* en las brácteas más abiertas de palma, lo que sugiere que las arañas necesitan espacios amplios para optimizar la cacería aumentando la cantidad de sus presas (no medido para este estudio), esto último representados en la construcción de telas más grandes.

Las arañas van a preferir realizar sus telarañas en brácteas más grandes ya que estos microhabitat cumplen a plenitud su función. Por tal razón las palmas con brácteas más amplias ofrecen un estímulo adicional para que sean elegidas, y de esa manera las arañas contribuyen a su desarrollo. Estudios a futuro que analicen profundamente cuáles son las condiciones que otorgan estas brácteas, tendría un esperado reconocimiento.

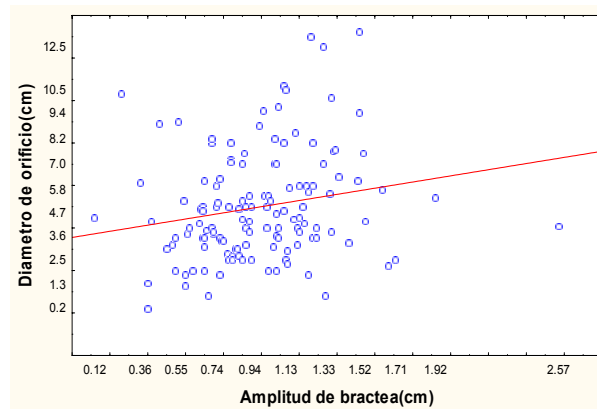


Fig. 1 Relación entre la amplitud de la bráctea y el tamaño de la araña o diámetro del orificio de tela.

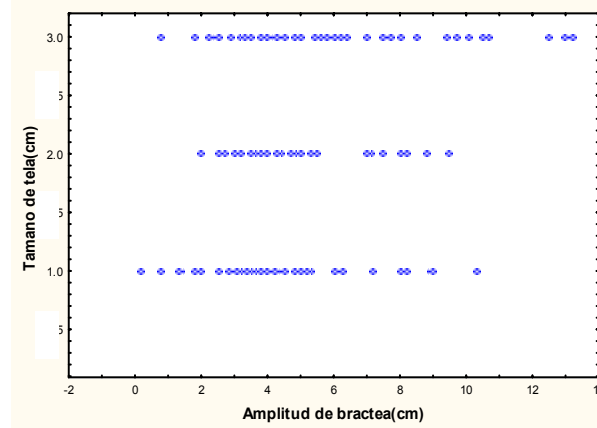


Fig. 2. Relación entre la amplitud de bráctea y tamaño de la tela ( $p=1$ ,  $m=2$  y  $g=3$ )

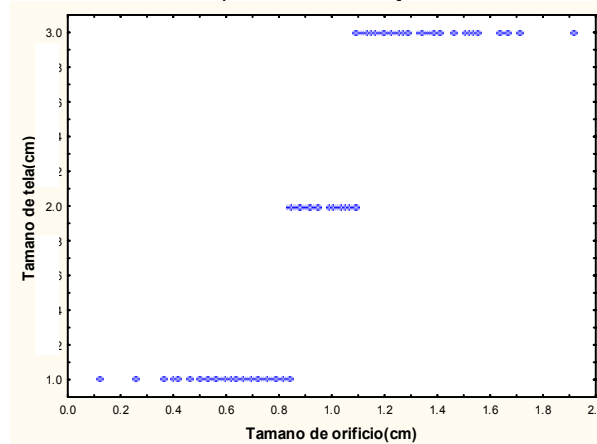


Fig. 3. Relación entre el tamaño de tela ( $p=1$ ,  $m=2$  y  $g=3$ ) y el tamaño del orificio o tamaño de la araña.

## Referencias

Begon, M., Harper L. y Towsen C.R. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Sunderland, Insure.

## Nota corta

### RELACION ENTRE EL TAMAÑO CORPORAL DE LA ARAÑA *GASTERACANTHA CANCRIFORMIS* (ARANEAE: ARANEIDAE) Y EL CLEPTOPARASITISMO

Francisco Bascopé, Susana Chamorro, Mariana Munguía y Jimena Puyana.

**Palabras clave:** Cleptoparasitismo, *Gasteracantha cancriformis*, presas.

La teoría de *forrajeo óptimo* propone que la recompensa energética obtenida por el depredador al atrapar su presa debe ser mayor a la invertida (Foelix 1996). Para una araña es más ventajoso desplazarse una vez y conseguir una presa grande que hacerlo varias veces y obtener varias presas pequeñas, por lo que las arañas grandes pueden descartar presas pequeñas. Los cleptoparásitos minimizan el costo energético de obtener las presas robando las presas a otros organismos, por lo que la presencia de cleptoparásitos puede estar determinada por la cantidad de recursos o presas disponibles en las telas.

La especie *Gasteracantha cancriformis* frecuentemente presenta cleptoparásitos del género *Argyrodes*. Sin embargo, no se conoce cuáles son los factores que determinan la presencia de este cleptoparásito, y como varía con el tamaño del hospedero. Evaluamos si la cantidad de presas pequeñas de arañas grandes de *G. cancriformis* determina la presencia de cleptoparásitos. Esperamos encontrar mayor número de presas pequeñas en telarañas de arañas grandes, debido a un mayor rechazo de presas pequeñas por estas arañas. En consecuencia, estas telas también presentarán un mayor número de cleptoparásitos.

El estudio lo llevamos a cabo en una plantación de palma africana, en Parrita, Costa Rica. Para la búsqueda de las telarañas de *G. cancriformis* realizamos caminatas durante 7 horas. Observamos 43 telarañas de esta especie, y en cada una registramos el número de cleptoparásitos y de presas pequeñas. Midiendo con un vernier el ancho de su cefalotórax establecimos 2 categorías de tamaño para los individuos de *G. cancriformis*: grandes ( $> 0.83$  cm) y pequeñas ( $\leq 0.83$  cm).

Para evaluar la asociación entre el tamaño de la araña y la cantidad de presas pequeñas ( $\leq 2$  mm) encontradas en la telaraña, utilizamos una correlación de Spearman. Para determinar si las presas pequeñas son igualmente consumidas por arañas grandes y pequeñas, ofrecimos dos presas pequeñas (Miridae) por araña y registramos su consumo. Analizamos estos datos con una prueba de independencia ( $\chi^2$ ). Comparamos el número de cleptoparásitos presentes en cada una de las categorías de tamaño de las arañas con una prueba U-Mann Whitney.

Calculamos el área de la telaraña con la fórmula de la circunferencia a partir del promedio del diámetro mayor y menor de la telaraña. Para comparar la cantidad de cleptoparásitos en cada categoría de tamaño de araña, realizamos una prueba de ANCOVA, usando como covariable el área de la telaraña. Para determinar si el número de presas pequeñas en la telaraña dependía del tamaño de la araña y/o la presencia o ausencia de cleptoparásitos realizamos una prueba de ANOVA factorial.

Registramos 43 telarañas de las cuales sólo 10 tenían presas y 19 tenían cleptoparásitos. No encontramos una asociación entre la cantidad de presas pequeñas y el tamaño de las arañas ( $r_s = 0.11$ ,  $N = 43$ ,  $p = 0.48$ ). Sólo 20 arañas (47%) consumieron las presas ofrecidas sobre las telarañas, siendo similar la cantidad de presas consumidas por las arañas grandes y pequeñas ( $\chi^2 = 0.01$ , g.l. = 1,  $p = 0.98$ ).

Las arañas grandes presentaron mayor número de cleptoparásitos que las pequeñas ( $U = 927.5$ ,  $N = 117$ ,  $p = 0.04$ ). Sin embargo, al controlar por el efecto del área de la telaraña, el número de cleptoparásitos fue similar entre arañas grandes y



pequeñas ( $F = 1.12$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0.30$ ). Adicionalmente encontramos no hubo una tendencia entre el tamaño de la araña y su telaraña ( $r_s = 0.25$ ,  $N = 43$ ,  $p = 0.11$ ).

En contra de lo esperado, el tamaño de la araña no se relacionó con el número de presas pequeñas. Quizás, debido a que muestreamos en temporada seca, el número de presas disponibles es menor que en temporada de lluvias, obligando a las arañas a consumir cualquier presa que caiga en sus telas, independientemente del tamaño. Por otro lado, es posible que el muestreo coincidiese con la hora de construcción de las telas (muy temprano en la mañana), y por esta razón no tuvieron el tiempo suficiente para capturar presas. Apoyando esta idea, el experimento mostró que tanto arañas grandes como pequeñas no rechazaron las presas pequeñas ofrecidas. Sería conveniente realizar este experimento en diferentes horas del día, y en diferente época del año.

La cantidad de cleptoparásitos presentes en las telas no estuvo determinado por el tamaño corporal de *G. cancriformis* sino por el tamaño de la telaraña. Debido a que telas de mayor tamaño tienen mayor superficie expuesta y tienen mayor probabilidad de ser colonizadas por cleptoparásitos. Igualmente, es posible que en época húmeda la abundancia de los cleptoparásitos se vea favorecida porque hay un mayor número de presas potenciales que las arañas pueden capturar y consecuentemente un mayor número de presas disponibles para los cleptoparásitos.

### **Referencias.**

Futuyma, D.J. 1998. Evolutionary biology. Sinauers asc. Inc. Sunderland. Massachusetts.

## Nota corta

### ¿REFUGIOS TÉRMICOS?: USO DE LOS MONTÍCULOS DE ACUMULACIÓN DE HOJAS DE PALMA AFRICANA (*ELAEIS GUINEENSIS*) POR LIBÉLULAS (ODONATA)

Sandra P. Galeano, Emiliana Isasi & Margarita Ríos.

**Palabras clave:** Refugio térmico, libélula, palma africana.

En los insectos, el uso diferencial del hábitat está determinado por la disponibilidad de alimento y por características abióticas como la temperatura y la humedad ambiental (Gotelli, 1993). En particular, la temperatura ambiental determina su temperatura corporal, de manera que altas temperaturas ambientales pueden generar problemas a nivel fisiológico, como alteraciones en la actividad metabólica y desecación. Muchos insectos pueden regular en algún grado su temperatura corporal frente a temperaturas extremas por medio de respuestas conductuales. Así, al ser capaces de percibir diferencias sutiles en temperatura, los insectos a menudo pueden moverse entre hábitat y sitios con temperaturas mas apropiadas de acuerdo con sus requerimientos fisiológicos (Showalter 1996).

En plantaciones de palma africana (*Elaeis guineensis*), las hojas viejas de las palmas son cortadas y apiladas en montículos, los cuales al descomponerse permiten el crecimiento de otras plantas, principalmente helechos del género *Blechnum*, que forman parches densos. Estos parches de helechos pueden constituir refugios térmicos para los insectos voladores a las horas de mayor temperatura. El objetivo del presente estudio fue determinar si dichos montículos de hojas de palma, son refugios térmicos para las libélulas (Odonata) en las horas de mayor temperatura del día.

En una plantación de palma africana (*Elaeis guineensis*) en Parrita, Costa Rica, seleccionamos ocho montículos con diferentes grados de complejidad (hojas de palma, hojas de palma con helechos de menos de 1m de altura, y helechos de 1.5-2m de altura con las hojas de palma casi totalmente descompuesta en la base). Recolectamos datos en la mañana (8:18-10:20), al medio día (11:00-13:00) y en la tarde (14:00-15:30). En cada montículo, durante un minuto, tres observadores contamos el número de libélulas que se encontraban en su parte expuesta. Posteriormente, hicimos una perturbación que consistió en un golpe fuerte en dos puntos del montículo, y contamos las libélulas que salieron de la parte no expuesta. Consideramos como zona expuesta del montículo a la vegetación visible, incluyendo las partes laterales; y como no expuesta a la parte interior y baja del montículo de difícil visibilidad. Realizamos los conteos siguiendo cuidadosamente la huida de los individuos ya detectados y la salida de los nuevos, para evitar contar dos veces el mismo individuo. Adicionalmente medimos la intensidad lumínica, temperatura externa y temperatura en la zona no expuesta del montículo en cada recorrido. Para la medición de temperatura de la zona no expuesta, dividimos visualmente cada montículo en cuatro cuadrantes y escogimos aleatoriamente uno de ellos, ubicando el termo-higrómetro en un punto de la zona no expuesta al que tuvieran acceso las libélulas. Hicimos un análisis de varianza de Friedman para evaluar las variaciones en la proporción de individuos que usaron la zona no expuesta de los montículos. Usamos la misma prueba para detectar variaciones en la temperatura externa (ambiental) y variaciones en la diferencia entre esta temperatura y la de la zona no expuesta, a lo largo del día.

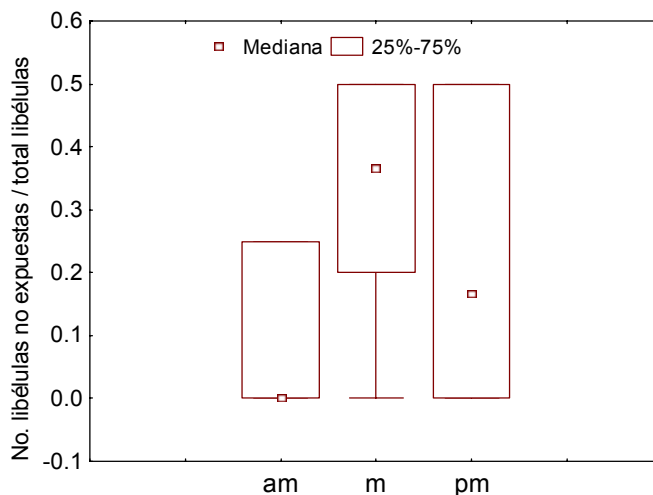
Observamos un total de 52 libélulas pertenecientes a 4 morfoespecies: 17 en la mañana, 18 al mediodía y 17 en la tarde. No encontramos diferencias en el uso de los montículos por parte de las libélulas a lo largo del día ( $F = 0.85$ ,  $GL = 2$ ,  $p = 0.65$ ). De ésta manera, las zonas más expuestas y menos expuestas de los montículos parecen estar siendo utilizadas por las libélulas independiente de la hora (Fig. 1). Tampoco encontramos diferencias en el numero de libélulas entre los montículos muestreados a

la misma hora ( $F = 2.38$ ,  $GL = 5$ ,  $p = 0.79$ ). Al evaluar la temperatura externa de los montículos no encontramos diferencias a lo largo del día ( $F = 3.0$ ,  $GL = 2$ ,  $p = 0.223$ ), ni entre montículos ( $F = 6.61$ ,  $GL = 5$ ,  $p = 0.25$ ). La temperatura de zonas más expuestas fue similar a la de las zonas menos expuestas en los montículos a través del día ( $F = 1.65$ ,  $GL = 2$ ,  $p = 0.44$ ), al igual que entre los montículos ( $F = 5.29$ ,  $GL = 5$ ,  $p = 0.38$ ).

La similitud en la temperatura entre las zonas externas y las zonas poco expuestas de los montículos sugiere que los montículos no funcionan como refugios térmicos para las libélulas. Consistentemente, la proporción de libélulas escondidas no varió a lo largo del día. Quizás la poca variación de la temperatura externa a lo largo del día no fue suficiente para generar una respuesta conductual de las libélulas. Aunque nuestros resultados sugieren que los montículos no constituyen refugios térmicos para las libélulas, esta interpretación debe considerarse con cuidado ya que tuvimos un solo día de observación. Una forma de probar nuevamente la hipótesis, sería usar condiciones más contrastantes de temperatura, como las del inicio de la mañana, el medio día y la tarde. Por otra parte, los montículos pueden estar siendo utilizados para otras actividades que no dependen de la hora del día como refugio de depredadores, sitios para despliegue o como percha para caza. Consideramos que evaluar el uso que hacen las libélulas de los montículos podría aportar información valiosa sobre su comportamiento y requerimientos de hábitat.

## Referencias

- Gottelli, N. 1993. Ant lion zones: causes of high-density predator aggregations. *Ecology* 74(1): 226-237.
- Schonewalter, T.D. 1996. *Insect ecology: an ecosystem approach*. San Diego: Academic press.



**Fig. 1.** Número de libélulas observadas en zonas no expuestas de los montículos de desechos de palma africana, en las categorías temporales mañana, medio día y tarde.

## CHINCHES (MIRIDAE: HEMIPTERA) EN HELECHOS: PATRONES DE DISTRIBUCIÓN Y ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS

Francielle Araújo, Karla Barquero y Ruth Salas

**Resumen.** Describimos ciertos aspectos del comportamiento de una especie de chinche (Miridae) que habita las hojas de helechos terrestres (*Blechnum* sp.) que crecen en los palmares de *Elaeis guineensis*. Los chinches están principalmente en el envés, asociados a regiones con soros de maduración intermedia, de los cuales se alimentan. Realizamos experimentos con individuos en el laboratorio, sometidos a estímulos con luz artificial, luz natural y luz directa del sol para determinar si este patrón de distribución está influenciado por las condiciones lumínicas y térmicas del ambiente. Los individuos prefieren estar en sitios resguardados de la luz directa y altas temperaturas, las cuales pueden resultar mortales. Reportamos un comportamiento sexual poco conocido en este grupo. Observamos machos adultos montando hembras en su último estado ninfal, lo que sugiere una estrategia por parte de los machos para asegurarse copular con hembras vírgenes.

**Palabras clave:** chinches, helechos, luz, ninfas, soros, temperatura

### Introducción

En algunas especies de insectos la selección del hábitat está determinada por su tolerancia a las características abióticas, acceso a recursos alimentarios y a parejas para la reproducción (Schowalter, 2000). La temperatura ambiental es uno de los factores abióticos más críticos que influyen sobre la distribución de insectos pequeños. Ligeras variaciones entre microhábitats pueden ser limitantes para su desarrollo o supervivencia en mayor medida que para organismos más grandes que poseen relaciones superficie-volumen mayores y más tolerancia a extremos de temperatura (Price 1997). Por otro lado, su pequeño tamaño también les permite encontrar refugio de condiciones adversas en sitios específicos no disponibles para otros organismos, como la capa límite de las hojas (Schowalter 2000)

Otro factor que influye sobre la ocurrencia de insectos en un sitio es la disponibilidad de alimento. Los insectos tienden a preferir sitios donde su alimento sea más abundante y accesible. Como esto puede variar en tiempo y espacio, en ocasiones los individuos deben movilizarse a diferentes ambientes dentro de su hábitat en concordancia con la distribución de su alimento o cambio en condiciones microclimáticas (Schowalter 2000).

Los miembros de la subfamilia Bryocorinae, Bryocorini (Miridae: Hemiptera) están restringidos a ambientes específicos en las hojas de helechos, donde llevan a cabo todos los procesos de su ciclo de vida (Wheeler 2001). Encontramos una de las especies de esta subfamilia viviendo en helechos terrestres (*Blechnum* sp.) que crecen en los palmares de *Elaeis guineensis* en Parrita. Los individuos estaban distribuidos principalmente en el envés de las hojas y a partir de este patrón propusimos las siguientes hipótesis: (1) La distribución de los chinches está determinada por la disponibilidad de alimento en la hoja o (2) por la protección de altas temperaturas y luz directa. Por lo tanto, esperamos encontrar más chinches en el envés de la hoja que en el haz, más en regiones con soros que en aquellas sin estos y una distribución preferencial influenciada por el estado de maduración de los soros que utilizan. Adicionalmente, esperamos que los individuos muestren una reacción de huida a estímulos lumínicos y térmicos extremos, independientemente de la localización del alimento en la hoja.

## Métodos

Llevamos a cabo este estudio en una plantación de palma africana (*Elaeis guineensis*) en Parrita, Costa Rica. Dentro de plantación se acumulan montículos de hojas de las palmas sobre los cuales crece principalmente una especie de helecho del género *Blechnum* sp.

En 6 montículos determinamos la abundancia de individuos en 59 hojas de helechos de diferentes tamaños. Contamos los adultos y ninfas presentes en el haz y envés de cada hoja. En el envés, separamos el número de individuos presentes en regiones con y sin soros y medimos el área de las hojas para estandarizar la abundancia de chinches por unidad de área. El área de la punta se aproximó con la fórmula para un triángulo y el resto de la fronda calculando el área de un rectángulo. Adicionalmente, anotamos la región del envés de la fronda en la que se encontró cada individuo de acuerdo a cuatro categorías cualitativas: soros inmaduros (pequeños y verdes, sin desarrollo de esporas), intermedios (con esporas cafés en el borde y centro verde claro), maduros (secos y cubiertos de esporas cafés) y regiones sin soros. De igual manera, medimos el área de estas partes de la fronda para obtener la abundancia estandarizada por área. Comparamos la abundancia de individuos encontrados utilizando pruebas de Chi Cuadrado: haz y envés, regiones con y sin soros, y entre regiones de maduración diferencial de soros. Adicionalmente, observamos al estereoscopio un individuo para confirmar nuestro supuesto que utilizan los soros como recurso alimentario y disectamos dos individuos (adulto y ninfa) para observar su contenido estomacal.

Recolectamos 23 adultos y los colocamos junto con un trozo de fronda en bolsas plásticas transparentes, de manera individual. Para poner a prueba nuestras hipótesis, sometimos a estos chinches a varios tratamientos con luz natural, luz artificial y exposición a la luz solar directa como estímulo temperatura, a diferentes horas del día. (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Tratamientos experimentales aplicados en el laboratorio a chinches asociados a helechos en montículos de hojas de palma en una plantación de *Elaeis guineensis*. (n=23; 1 minuto de observación).

Control	Experimento	Horas	Tratamientos	Predicciones
- Hoja en posición horizontal, envés hacia abajo, sin movimiento	- Volteo de hoja 180°, en posición horizontal	06:00 11:00 16:00	-Luz natural	- La mayoría de los chinches se alejará del estímulo
		08:00 12:00	- Temperatura (Luz directa del sol)	- El tiempo de reacción será mayor conforme incrementa la intensidad del estímulo
- Hoja en posición vertical, sin movimiento	- Volteo de hoja 180°, en posición vertical	18:00	- Luz directa artificial	- La mayoría de los chinches se alejará del estímulo

El tratamiento con luz natural se realizó bajo techo y protegiendo a los chinches de la luz directa, por lo que nos permitió identificar su reacción al volteo de la hoja en condiciones lumínicas que asumimos no ser estresantes. Realizamos el experimento a tres horas diferentes del día para evaluar si la respuesta estaba además influenciada por la actividad diferencial de los chinches a lo largo del día. Además expusimos los chinches a una fuente directa de luz artificial con las hojas en posición vertical, para eliminar un posible efecto de la gravedad sobre la respuesta de huida que observamos

como patrón en el campo. Analizamos estos datos con pruebas de Chi Cuadrado para determinar diferencias en el número de individuos que se alejaron del estímulo en cada experimento.

Utilizamos el tratamiento con luz directa del sol para observar el efecto de la temperatura sobre el comportamiento de los individuos. Adicionalmente, las observaciones a diferentes horas de la mañana nos permitieron cuantificar cambios en el número y tiempo de reacción de los adultos. Utilizamos un Chi Cuadrado para determinar diferencias en el número de individuos que reaccionaron en cada hora. Mediante una prueba t-student pareada comparamos el tiempo de reacción al estímulo medido sobre los mismos individuos a las 08:00 h y 12:00 h.

En el campo, realizamos observaciones adicionales de parejas en las que un chinche adulto permanecía posado sobre una ninfa, mientras ésta continuaba forrajeando y movilizándose. Supusimos que esto es parte de su comportamiento sexual. Para describir estas observaciones, colectamos 12 parejas que realizaban el comportamiento descrito para determinar el sexo de los individuos involucrados. Esperábamos que los individuos adultos correspondiesen a machos y que las ninfas fuesen hembras en su último estado ninfal, ya que de esta forma los machos se asegurarían ser los primeros en copular con la hembra adulto recién mudada y asegurar su progenie. Adicionalmente, a partir de una muestra de individuos no emparejados, determinamos el número machos y hembras en adultos y ninfas para calcular su proporción sexual. Comparamos cada una de estas proporciones con la encontrada en los individuos emparejados y planteamos diferentes hipótesis para explicar el patrón encontrado.

## Resultados

### **Alimento:**

Encontramos un total de 372 individuos de chinches en las 59 hojas de helechos. Los chinches estaban con mayor frecuencia en el envés que en el haz de las hojas (Envés: 360, Haz: 12;  $X^2 = 325.5$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.001$ ). El número de individuos de chinches fue mayor en aquellas regiones con soros ( $X^2 = 56.6$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.001$ ; Fig 1A). A lo largo de las hojas, la región con soros de maduración intermedia tuvo una mayor abundancia de chinches que las otras regiones ( $X^2 = 118.7$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0.001$ ; Fig 1B). Al examinar a un adulto bajo el estereoscopio observamos que tenía su aparato bucal insertado a través del inducio que recubre uno de los soros de maduración intermedia. La disección de dos individuos (adulto y ninfa) reveló la presencia de material interno de esporas en su contenido estomacal.

### **Luz y temperatura:**

En los experimentos control, ninguno de los individuos se alejó del envés de la hoja, donde se encontraban al inicio del periodo de observación. Durante los experimentos con luz natural, se observó que a las 06:00 h, el número de chinches que reaccionó al volteo de la hoja fue igual al número de chinches que no lo hizo ( $X^2 = 0.0$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 1.0$ ). A las 11:00 h la mayoría de los individuos reaccionó al volteo de la hoja ( $X^2 = 10.9$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.001$ ), mientras que a las 16:00 h la mayoría no reaccionó ( $X^2 = 8.9$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.001$ ). La proporción de individuos que reaccionaron observada a las 11:00 h fue la mayor del día, mientras que a las 16:00 h se registró la menor ( $X^2 = 19.9$ ,  $gl = 5$ ,  $p = 0.001$ , Fig 2).

La mayoría de los chinches en estudio reaccionó ante el estímulo de luz artificial (Reacción: 20, No reacción: 2;  $X^2 = 14.7$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.001$ ). Todos los individuos estudiados reaccionaron ante el estímulo de luz solar directa, tanto a las 8:00 como a las 12:00 h ( $n = 18$  y  $18$  respectivamente). Sin embargo, el tiempo de reacción fue menor a las 12:00 h ( $6.4 \pm 4.3$  s) que a las 8:00 h ( $12.0 \pm 9.3$  s;  $t = 2.5$ ,  $gl = 17$ ,  $p = 0.02$ ).

### ***Parejas adulto-ninfa:***

Encontramos solo machos montando ninfas (12 individuos). Todos los individuos montados eran ninfas en su último estado ninfal que en su mayoría correspondieron a hembras (10 hembras y 2 machos). La ninfa de una pareja bajo observación, mudó a una hembra adulta, pero no fue posible ver si copularon una vez llevada a cabo la muda.

La proporción macho:hembra en la población de ninfas es de 1:2 (6 machos y 12 hembras), mientras que en los adultos es de 3:1 (24 machos y 9 hembras). La proporción de sexos en las ninfas involucradas en las parejas es similar a la encontrada en la población (Fisher,  $p = 0.28$ ; Fig. 3). La proporción de machos en los adultos emparejados es similar a la encontrada en la población (Fisher,  $p = 0.05$ ), sin embargo hay una tendencia a que la proporción macho:hembra sea mayor en los adultos formando parejas que la observada en la población.

### **Discusión**

Nuestros resultados sugieren que la distribución de los chinches en las hojas de los helechos está determinada por la conjunción de factores bióticos, abióticos y conductuales de los individuos. En el envés de las hojas los chinches tienen acceso a su recurso alimentario y encuentran condiciones ambientales adecuadas de luz y temperatura.

Dado que la distribución del recurso alimentario no es homogénea a lo largo de las hojas, los chinches están concentrados mayormente en las zonas con soros de maduración intermedia (Fig 1). A pesar de que los chinches se alimentan del contenido de las esporas, no sabemos qué elementos determinan la escogencia por este estado específico de los soros. Sugerimos que el grado de maduración en el que se encuentran las esporas en este estadio las hace asequibles para por los chinches, lo que las convertiría entonces en el recurso utilizado con mayor frecuencia.

En ausencia de condiciones ambientales adversas, bajo la luz natural, los chinches reaccionaron de forma diferente lo largo del día (Fig 2). Muchos organismos presentan variaciones de comportamiento según el período de actividad. En este caso en particular, es posible que los chinches se alimenten principalmente en horas de la tarde, ya que en el tratamiento a las 16:00 h estos permanecieron en la región con soros a pesar de que la hoja se volteó, algunos incluso alimentándose. Sin embargo, a las 11:00 horas, reaccionó un mayor número, sugiriendo que el recurso alimentario carece de impotancia o que la respuesta a esta hora del día está condicionada por la temperatura que es mayor encima de la hoja que debajo.

Estos chinches son sumamente sensibles a altas temperaturas y su reacción de huida ocurre más frecuente y rápidamente cuando son sometidos a la luz directa del sol en el horario más crítico del día. En algunos casos, los individuos murieron en poco tiempo si no encontraban refugio. La mayoría de invertebrados son exotérmicos, lo que significa que la temperatura corporal y consecuentemente la tasa metabólica está determinada principalmente por la temperatura ambiental (Schowalter 2000). Además, la relación superficie-volumen de estos insectos es muy alta, de modo que cuando están expuestos a altas temperaturas el tiempo de respuesta compensatoria de su organismo no acompaña la elevada tasa de cambio que ocurre en el ambiente (Ricklefs 1993). Así, es probable que exista una respuesta inmediata por parte de estos organismos ante condiciones lumínicas muy intensas.

La luz es un elemento importante que atrae los insectos que lo utilizan como recurso de calor o que los estimula a evitarla y a moverse a áreas más frías u oscuras. Los individuos pueden exponerse o esconderse de ella para termorregular (Schowalter 2000). El hecho de que la mayoría de individuos reaccionaron ante el estímulo de luz

artificial, podría sugerir que la asocian con las condiciones de alta temperatura de la luz natural. Por otro lado, es posible que la intensidad de la luz utilizada en el experimento fuera mayor a la que la que ocurre en la naturaleza, y fuera percibida por los chinches como una fuente de calor. De este modo, la conducta de huida que observamos en los individuos puede atribuirse a que el estímulo utilizado fue excesivo y se asoció indirectamente con un incremento en la temperatura. La preferencia de los chinches por permanecer en el envés de las hojas puede estar también explicada por otros factores que no evaluamos en este estudio. Muchos de los insectos herbívoros están expuestos a la depredación por parasitoides, principalmente durante los estadios más jóvenes. En la población de chinches estudiada, encontramos tanto ninfas como adultos. Así, estar debajo de las hojas puede ser una estrategia para disminuir su conspicuidad y evitar la depredación por parasitoides.

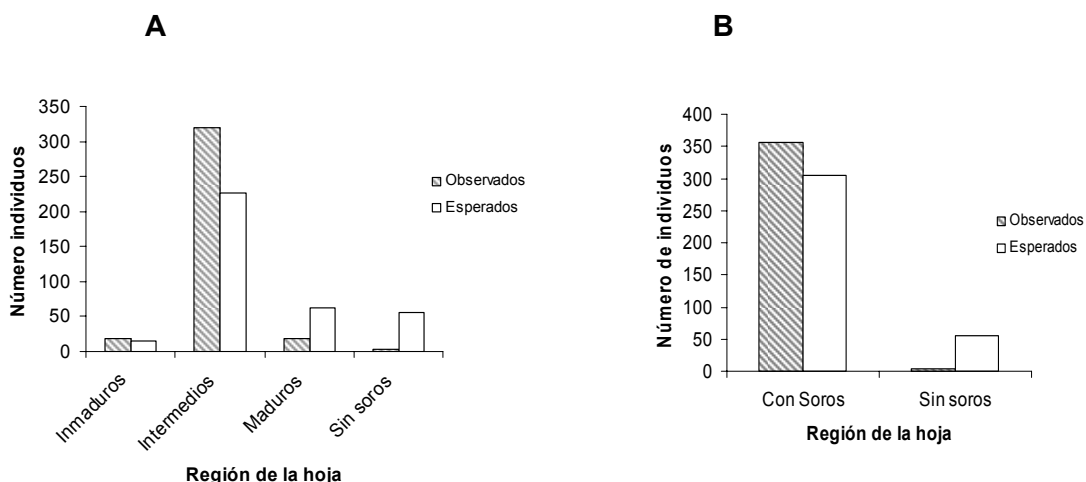
Todos los individuos que montaron ninfas correspondieron a machos; así mismo, la mayoría de ninfas involucradas en estas parejas eran hembras en su último estadio ninfal. Encontramos una mayor proporción de hembras en la población de ninfas examinada, y de forma inversa, una menor proporción en los adultos. De igual forma, las proporciones sexuales no difieren entre individuos con y sin pareja (Fig 3). Dado que en la población adulta las hembras son tan escasas permanecer con ninfas aumenta sus posibilidades de transmitir sus genes a las siguientes generaciones. Si se asocian con ninfas que están en el último estado ninfal, aumentan sus posibilidades de copular con ellas antes que otros machos y así se aseguran de ser los primeros en intentar fertilizar sus huevos. Un comportamiento similar se ha reportado para *Falconia intermedia* (Miridae; Pullen 1998 en Wheeler 2001), pero en general se cree que es poco probable que las hembras sean receptivas al poco tiempo después de emerger (Wheeler 2001). El encontrar una pequeña proporción de machos adultos montando ninfas macho sugiere que estos no tienen un mecanismo suficientemente fino para detectar el sexo de las ninfas que montan. Quizá estos individuos cuentan en alguna medida con el azar, pues la probabilidad de encontrar ninfas hembra en la población es mayor que la de encontrar ninfas macho.

A través de este estudio descubrimos que este chinche se alimenta del contenido interno de las esporas del helecho *Blechnum* sp. El helecho le sirve de protección contra las condiciones ambientales extremas a la vez que le permite a los individuos realizar actividades de su comportamiento sexual.

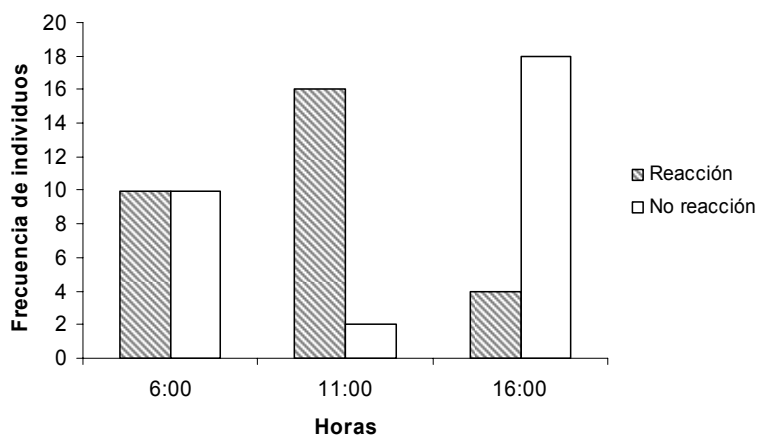
## Referencias

- Price, P.W. 1997. Insect Ecology (3ra Ed.) John Wiley & Sons, Inc.  
 Ricklefs, R.E. 1993. The Economy of Nature. 3ra ed. W.H. Freeman, Nueva York.  
 Schowalter, T.D. 2000. Insect Ecology – An Ecosystem Approach. Academic Press.  
 Wheeler, A.J. 2001. Biology of the plants bugs (Hemiptera: Miridae): Pests, Predators, Opportunists. Cornell University Press.

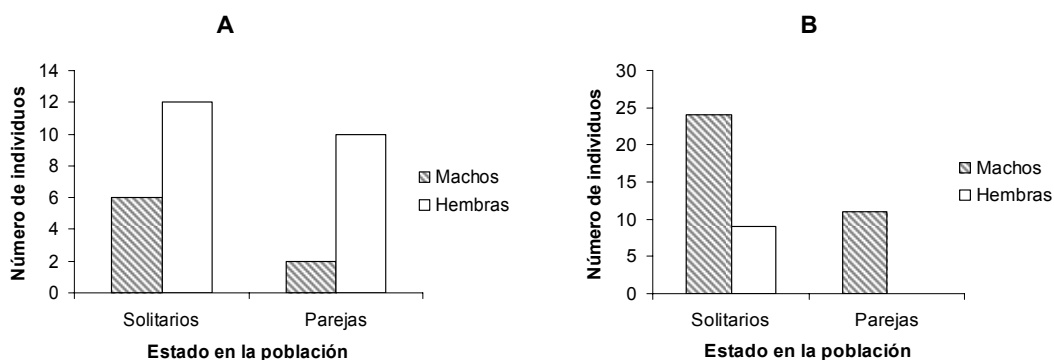




**Fig 1.** Número de individuos de chinches observados y esperados en cada región de la hoja, con y sin soros (A) y en soros inmaduros, intermedios, maduros y sin soros (B).



**Fig 2.** Frecuencia de individuos de chinches que reaccionaron y que no reaccionaron ante el volteo de la hoja en condiciones de luz natural durante 3 horas diferentes del día (n= 20, 18 y 22 respectivamente).



**Fig 3.** Número individuos de chinches ninfas (A) y adultos (B) de acuerdo al estado en la población y al sexo de ninfas solitarias y en parejas (Ninfas solitarias: 18, Ninfas en parejas: 12, Adultos solitarios: 33, Adultos en parejas:11).

# CUERICI



## DEFENSA DE TERRITORIO POR *SELASPHORUS FLAMMULA*: IMPORTANCIA DE LA ALTURA DE LA PERCHA

Víctor Arroyo, Karla Barquero, Francisco Bacopé, Margarita Ríos, Karolina Fierro y Edgardo Arévalo.

**Editor:** Jimena Puyana

**Resumen.** Evaluamos la importancia de la altura de las perchas en la defensa de los territorios del colibrí *Selasphorus flammula*. Seleccionamos 6 machos de esta especie y para cada uno hicimos 5 observaciones en el día registrando el número de perchas usadas, el tiempo de uso, el número de despliegues y número de interacciones agonísticas contra otros machos. No encontramos diferencias en la altura de las perchas más usada a lo largo del día. La percha más alta no siempre fue la más utilizada por los colibríes. El número de interacciones y despliegues no se relacionaron significativamente con la altura de la percha más utilizada. En general, encontramos que la selección de perchas no sólo está determinada por su altura, sino que otros factores como la topografía del terreno, el clima y la disponibilidad del recurso floral en el territorio pueden estar determinando la selección de perchas.

**Palabras clave:** Despliegues, interacciones agresivas, selección de perchas, *Selasphorus flammula*, territorialidad.

### Introducción.

El éxito reproductivo de muchas especies de aves depende principalmente de la calidad de su territorio. Por esta razón, algunas especies de colibríes (Trochilidae) presentan comportamientos territoriales para defender activamente espacios donde pueden encontrar recursos alimentarios y hembras para reproducirse (Stiles & Scutch 1989).

*Selasphorus flammula* (Trochilidae) es la especie de colibrí más pequeña de las zonas altas de Costa Rica. Habita principalmente áreas abiertas con arbustos donde busca néctar de flores como *Fuchsia microphylla* y *Bomarea angustifolia*, mostrando un comportamiento muy territorial en la época reproductiva (Stiles & Scutch 1989). En esta época los machos utilizan perchas visibles de altura variable, desde donde realizan llamativos despliegues verticales para atraer a las hembras. Estos despliegues consisten en ascensos y descensos rápidos, de más de 30 m de altura, acompañados por un silbido agudo producido por la cola. La percha también es utilizada para localizar y expulsar a otros machos que pasan por su territorio en busca de alimento o para robarle las perchas. Nos preguntamos si la altura de la percha de *S. flammula* es importante en la defensa de su territorio. Considerando que perchas más altas facilitan la detección de intrusos en el territorio y permiten realizar despliegues aéreos verticales de mayor altura, predecimos que machos ocupando territorios con perchas más altas realizarán mayor número de interacciones de defensa con otros machos, y mostrarán mayor cantidad de despliegues que machos en perchas bajas.

### Métodos.

Realizamos este estudio en la Estación Biológica de Cuericí, cordillera de Talamanca, Costa Rica. Ubicamos 6 territorios defendidos por machos de *Selasphorus flammula*, y durante 10 minutos identificamos y numeramos las perchas utilizadas por los individuos. Entre las 07:00 y 16:30 h hicimos cinco observaciones directas (2 personas) para cada individuo durante 15 minutos, registrando de forma continua el número de perchas usadas, el tiempo de uso, el número de despliegues y el número de

interacciones agonísticas contra otros machos. Además medimos la altura de cada percha.

Analizamos gráficamente el uso de las distintas perchas en los territorios de cada colibrí con base en el tiempo de uso de cada percha. Para saber si existen diferencias en la altura de la perchas más utilizada a lo largo del día realizamos un ANDEVA de Friedman. Además, realizamos un análisis de correlación lineal para medir la asociación entre el número de interacciones y despliegues y la altura de la percha más utilizada.

## Resultados.

Encontramos que la percha más alta no siempre fue la más utilizada por los colibríes (Fig. 1). En promedio, la altura de la percha más usada por los colibríes no presentó variaciones a través del día ( $F = 2.96$ ,  $p < 0.56$ ,  $n = 6$ ).

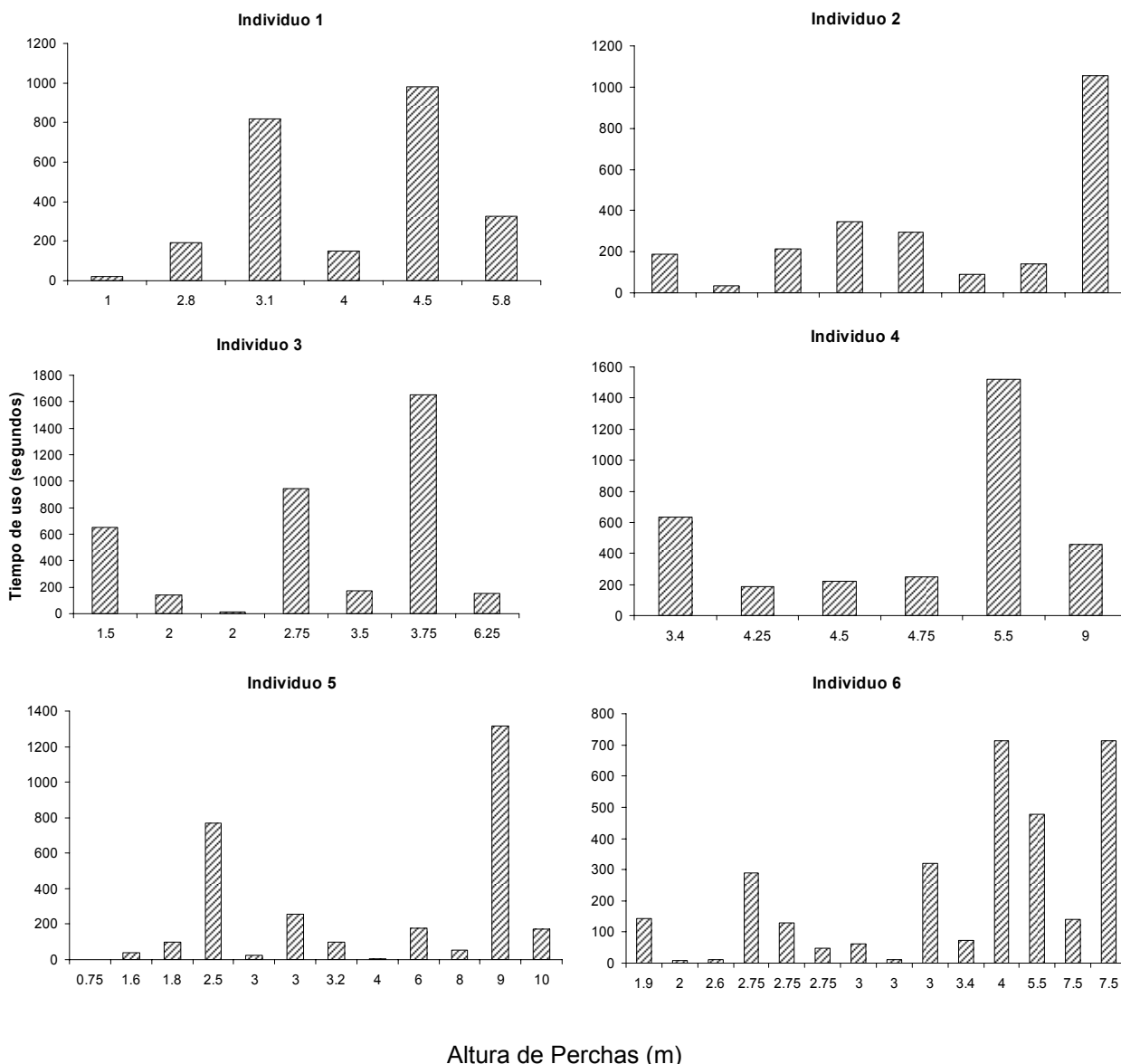
Los individuos que usaron perchas de mayor altura no realizaron un mayor número de interacciones ( $r = -0.21$ ,  $p = 0.70$ ), ni un mayor número de despliegues ( $r = -0.20$ ,  $p = 0.71$ ) que aquellos que tenían perchas de menor altura. Sin embargo, consideramos que el individuo 5 pudo tener un comportamiento alterado, ya que toda la mañana estuvo sometido a disturbios constantes por parte de otros estudiantes que andaban trabajando cerca de su territorio. Si eliminamos este individuo del análisis, encontramos una relación positiva entre la altura de la percha y el número de despliegues ( $r = 0.95$ ,  $p < 0.01$ ) e interacciones ( $r = 0.82$ ,  $p = 0.08$ ).

## Discusión.

Nuestros resultados sugieren que además de la altura, existen otras variables que puede explicar el uso diferencial de las perchas por *S. flammula*. Si bien, en general hubo una tendencia hacia un mayor uso de las perchas más altas, otras perchas de menor altura también fueron muy utilizadas. Por lo tanto, otros factores biológicos y ambientales deben de ser considerados para explicar la elección de las perchas. Por ejemplo, los individuos 1 y 6 ocuparon territorios cerca de barrancos con gran visibilidad y utilizaron una mayor proporción de tiempo perchas bajas pero que permiten una mayor amplitud visual. Por otro lado, observamos que en la mañana el individuo 3 se mantuvo principalmente en la percha donde incidían los primeros rayos de sol. En la tarde, los individuos cercanos a los barrancos (individuos 2 y 6) se mantuvieron en perchas más resguardadas del viento y la niebla que aparecieron durante los últimos registros. De este modo, si queremos entender la selección de perchas por esta especie de colibrí es importante considerar factores como la topografía del terreno, el clima y la necesidad de termorregulación de estas aves.

Otro factor importante que puede determinar la selección de perchas es la disponibilidad de recursos alimentarios. Se ha reportado que factores como la calidad del territorio está directamente relacionado con el éxito reproductivo (Stiles & Scutch 1989). Nosotros observamos que los 6 territorios diferían tanto en la disponibilidad de flores como en la disposición espacial de las mismas. Aunque la inaccesibilidad del terreno nos impidió cuantificar estas diferencias, cabe hacer algunas especulaciones acerca de este factor. De forma general, observamos que el recurso floral de los individuos 1 y 3 se encontraba más distante de la percha más alta, y estos individuos utilizaron comúnmente perchas de menor altura pero localizadas más cerca de este recurso (perchas de 3.1 m y 2.75 m, respectivamente). Puesto que el vuelo de colibríes tiene un elevado costo energético, posarse cerca del recurso alimentario puede permitirles ahorrar mucha energía. Sin embargo, esto no sucedió con el individuo 5, que aunque tenía perchas cercanas al recurso floral utilizó más tiempo una percha baja alejada de éste (percha de 2.5 m). En conjunto, estos resultados nos indican que la selección de perchas puede estar influenciada por varios factores relacionados que tienen distintas implicaciones bioenergéticas y reproductivas.

En general, parece existir una relación positiva entre el número de despliegues e interacciones y la altura de la percha más utilizada. Aunque al analizar todos los individuos la correlación entre estas variables no fue significativa, nuestro análisis exploratorio eliminando el individuo 5 mostró que estas variables se relacionan positivamente. Esto puede deberse a la existencia de una altura umbral, debido a que perchas demasiado altas no permiten defender bien el territorio cuando el recurso floral está a baja altura. Por otro lado, si los territorios se definen principalmente al inicio de la temporada reproductiva, es posible que los territorios con perchas más altas pertenezcan a machos más agresivos que inicialmente demostraron su dominancia y actualmente no son agredidos por otros machos satélites. Finalmente, es posible que como señalamos en los resultados, las perturbaciones antrópicas provocadas durante el periodo de estudio pudieron alterar el comportamiento del individuo 5. Podemos concluir que, excepto para este individuo, se cumple nuestra hipótesis de que la altura de la percha es importante en la defensa del territorio, siendo los machos de territorios con perchas más altas los que deben realizar un mayor número de interacciones de defensa, y un mayor número de despliegues para atraer hembras.



**Fig. 1.** Tiempo de uso de cada percha para cada colibrí. Las perchas están ordenadas de menor a mayor altura.

## LO IMPORTANTE ES LA FRECUENCIA NO EL TAMAÑO: DISPERSIÓN DEL CANTO DE DOS ESPECIES DE *CATHARUS* SP. EN DIFERENTES HÁBITATS.

Romina Principe, Oscar Laverde, Sebastián Tello, Jimena Puyana, Dora Susanibar y Cesar Sanchez

**Editor:** Emiliana Isasi Catalá

**Resumen.** Si las propiedades acústicas de los hábitats determinan la estructura de las vocalizaciones de las aves, la dispersión de un canto debería propagarse mejor en el tipo de hábitat que utiliza la especie que lo produce. Analizamos la dispersión de cantos de dos especies del género *Catharus* en dos tipos de hábitat contrastantes en términos de estructura: bosque y charral (crecimiento secundario). Con base en información generada a partir de series de reproducción-grabación de cantos en un gradiente de distancia, se evaluó el patrón de cambio de la frecuencia más alta, frecuencia más baja, frecuencia máxima y amplitud en el canto de dos especies de la familia Turdidae (*Catharus gracilirostris* y *C. aurantirostris*). Opuesto a lo esperado, la dispersión de los cantos entre los dos tipos de hábitat fue similar para ambas especies, sugiriendo que sus cantos no poseen una especialización en relación a la estructura de un hábitat específico. Esto debido a que, si bien estas aves prefieren uno de los hábitats, también pueden encontrarse en otros ambientes. También es probable que la estructura del hábitat no sea el único factor que moldea las características del canto.

**Palabras claves:** aves, canto, estructura del hábitat.

### Introducción

Se ha sugerido que algunas características de las vocalizaciones emitidas por las aves están asociadas a las características estructurales de sus hábitats. Esto puede deberse a que las diferencias estructurales de los hábitats estarían imponiendo una selección sobre los cantos para optimizar su propagación, influyendo sobre características como la frecuencia (Morton 1975, Wiley 1991), estructura del canto (Nemeth *et al.* 2001) y tiempos de repetición (Ryan y Brenowitz 1985) entre otros.

Esta selección debería reflejarse en la propagación del canto de las especies con relación a sus hábitats. Así, la propagación de un canto será mayor en el hábitat original de la especie que lo emite que en otro tipo de hábitat donde cambie la complejidad estructural. Los cambios en la frecuencia y la amplitud de un canto con respecto a la distancia de un emisor de sonido se utilizan como variables de análisis en estudios de cantos, debido a que estas influyen sobre la difusión de los sonidos (Ryan & Brenowitz 1985).

La mirlas o zorzales de la familia Turdidae son especies que viven en hábitats que difieren en características de la vegetación como rastrojos y bosque, constituyendo un grupo interesante para evaluar procesos de propagación del canto relacionados con la vegetación. Dentro de este grupo, *Catharus aurantirostris* vive en matorrales o charrales y *C. gracilirostris* habita principalmente bosque maduros. Los charrales son ambientes de vegetación arbustiva baja con un sotobosque denso, a diferencia de los bosques maduros que poseen un dosel alto y denso, con escaso sotobosque.

El objetivo de este estudio fue evaluar la dispersión del canto de dos especies de *Catharus* sp. en dos hábitats contrastantes. Si el tipo de hábitat ha modelado la propagación del canto, esperamos que las vocalizaciones propias de un hábitat cambien menos a medida que aumenta la distancia de un emisor, con respecto a vocalizaciones que no son propias de este hábitat.

## Métodos

Realizamos este estudio en un bosque nublado montano de la Estación Biológica de Cuerici, sobre la cordillera de Tamanca, a 2800 msnm.

Escogimos vocalizaciones de una especie típica de bosque (*C. gracilirostris*) y una especie de charrales (*C. aurantirostris*). Estas vocalizaciones fueron reproducidas con una grabadora marca SONY (emisor o fuente) y grabadas a 1.5, 7, 15 y 20 metros de la fuente con un micrófono omnidireccional y una parábola de un metro de diámetro. Este procedimiento se realizó en dos sitios diferentes que corresponden a los hábitats donde originalmente viven las especies (bosque y charral). Las grabaciones fueron digitalizadas y analizadas con el programa Raven 1.1. Para cada grabación construimos un oscilograma y un sonograma donde medimos la frecuencia más alta, frecuencia más baja, máxima frecuencia y amplitud. Se realizaron análisis de correlación no-paramétrica de Spearman para evaluar la asociación entre las variables del canto y la distancia fuente-emisión.

## Resultados

La variación de las frecuencias altas y bajas en el espacio mostró un comportamiento similar en el bosque y en el charral para ambas especies. Encontramos una gran estabilidad de la frecuencia alta en el canto de *C. gracilirostris*, mientras que la frecuencia alta del canto de *C. aurantirostris* disminuyó en forma significativa en los dos hábitats bajo estudio a medida que aumentaba la distancia (Fig. 1, Tabla 1). Las frecuencias bajas de ambas especies no presentaron diferencias muy marcadas en el gradiente espacial.

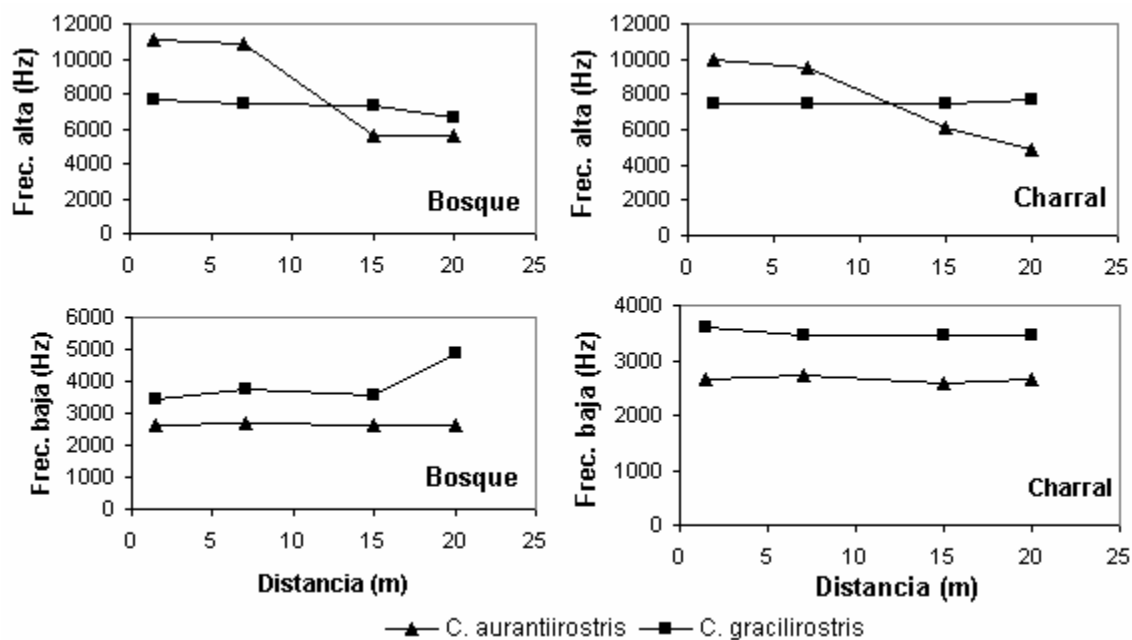
La amplitud máxima del canto de ambas especies disminuyó significativamente a medida que aumentaba la distancia (Fig. 2; Tabla 1). La frecuencia máxima de ambas especies se mantuvo relativamente constante en el charral, pero disminuyó gradualmente con la distancia en el canto de *C. aurantirostris* (Fig. 3).

## Discusión

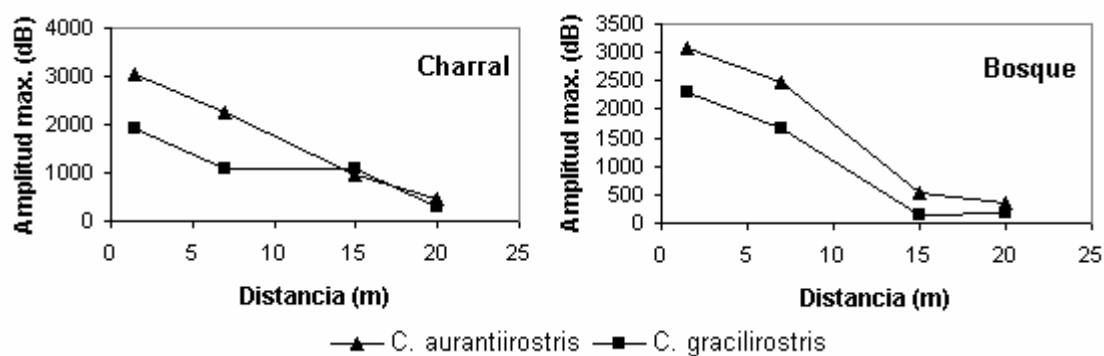
Las variables analizadas no permitieron explicar las diferencias del canto en relación al hábitat. Esto se debe probablemente a que en el grupo de los Oscines se dan procesos de improvisación, imitación y aprendizaje, lo cual produce repertorios grandes (Kroodsma & Millar, 1982). Adicionalmente, no se pudo detectar una asociación entre los cantos y la estructura del hábitat debido a que analizamos sólo una parte de un canto de todo el repertorio que producen estas especies. Es importante considerar que tal vez la estructura del hábitat no sea el único factor que moldea las características del canto.

Las frecuencias altas y bajas se propagan de manera diferente en el espacio. Esto se relaciona con las propiedades de dispersión de los sonidos en ambientes naturales. Las frecuencias altas tienen menor energía que las bajas y la longitud de onda es menor, siendo más susceptibles a diluirse cuando chocan con barreras (Morton, 1975). Por ejemplo, el canto de *C. aurantirostris* tiene frecuencias altas mayores (11000 Hz) que el canto de *C. gracilirostris* (8000 Hz). En consecuencia, las frecuencias altas del canto de *C. aurantirostris* se pierden más rápido. Las frecuencias bajas se propagaron sin mayores cambios a lo largo de los 20 m debido a que estas frecuencias tienen mayor energía y se propagan mejor en el espacio.

Es importante considerar que si bien estas especies prefieren uno de los hábitats que consideramos en este estudio, también pueden encontrarse en otros ambientes. En consecuencia, es probable que el canto no haya adquirido un grado máximo de especialización en relación a la estructura de un hábitat específico.

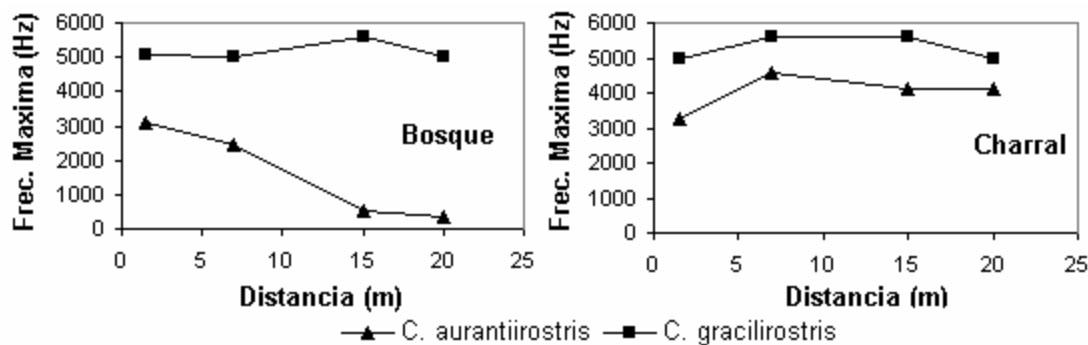


**Fig. 1.** Variación espacial en las frecuencias altas y bajas de los cantos de *C. aurantirostris* y *C. gracilirostris* en el charral y en el bosque. *C. aurantirostris* es una especie típica de charral y *C. gracilirostris* es típica de bosque



**Fig. 2.** Variación espacial de la amplitud máxima de los cantos de *C. aurantirostris* y *C. gracilirostris* en el charral y en el bosque. *C. aurantirostris* es una especie típica de charral y *C. gracilirostris* es típica de bosque.





**Fig. 3.** Variación espacial de la frecuencia máxima de los cantos de *C. aurantirostris* y *C. gracilirostris* en el charral y en el bosque. *C. aurantirostris* es una especie típica de charral y *C. gracilirostris* es típica de bosque.

**Tabla 1:** Correlación de Spearman entre las variables del canto y la distancia a la fuente de emisión. Los valores significativos se encuentran en negrita.

		Bosque		Charral	
	Variables del canto	<i>C. aurantirostris</i>	<i>C. gracilirostris</i>	<i>C. aurantirostris</i>	<i>C. gracilirostris</i>
Frecuencia baja	r	-0.40	0.80	0.00	-0.94
	p	0.60	0.20	1.00	0.05
Frecuencia alta	r	-1.00	-1.00	-1.00	0.94
	p	0.00	0.00	0.00	0.05
Frecuencia máxima	r	-0.89	-0.21	0.31	0.00
	p	0.10	0.78	0.68	1.00
Amplitud máxima	r	-1.00	-0.80	-1.00	-0.94
	p	0.00	0.20	0.00	0.05

## Referencias

- Kroodsma, D. E. & E. H. M. Millar. 1982. Acoustic communication in birds. New York Academic Pres.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. American Naturalist 109: 17-34.
- Nemeth, E., H. Winler & T. Dabelsteen. 2001. Differential degradation of antbird songs in a neotropical rainforest: Adaptation to perch height?. Journal of acoustic Society of America 110: 3263-3274.
- Ryan, M. J. & E. A. Brenowitz. 1985. The role of body size, phylogeny and ambient noise in the evolution of bird songs. American Naturalist 126: 87-100.
- Wiley, R. H. 1991. Association of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. American Naturalist 138: 973-993.

## Nota Corta

### ¿VARÍAN LAS ESTRATEGIAS DE VIGILANCIA DURANTE EL FORRAJEO EN *Pezopetes capitalis* (EMBERIZIDAE)?

Susana Chamorro, Alejandro Muñoz, Ruth Salas, Mariana Murguía, Diego Cadenas, Francielle Paulina de Araújo y Grace Servat.

Editora: Magarita Ríos

**Palabras clave:** depredadores, forrajeo, *Pezopetes capitalis*

Las variaciones en el comportamiento de forrajeo de los organismos dependen del costo y manipulación del recurso y del beneficio energético que este brinde. Esta relación se encuentra afectada por la distribución espacial y temporal de los recursos, por las condiciones ambientales y por las interacciones con otros organismos (Sendoya 2004)

Algunas aves se unen en grupos, haciendo más eficiente la búsqueda de alimento, y probablemente esto les brinda una ventaja al prevenir la depredación. Sin embargo, el aumento en la conspicuidad de los individuos que forrajean juntos puede aumentar la tasa de depredación.

*Pezopetes capitalis* es un ave endémica de la Cordillera Volcánica Central y la Cordillera de Talamanca. Por lo general habita en el suelo de bosques, hondonadas con abundante bambú, sotobosque de áreas de crecimiento secundario y potreros (Stiles y Skutch 1989). Por esta razón el grado de percepción por parte de sus depredadores aéreos, podría variar de acuerdo a la cobertura del sitio de forrajeo e influenciar la conducta de vigilancia de aves que forrajean solas o en grupos. Nuestro objetivo fue probar si la frecuencia con que se realiza el comportamiento de vigilancia en *P. capitalis* durante el forrajeo varía según el tipo de cobertura del sitio de forrajeo y la cantidad de individuos del grupo. Esperamos que la tasa de cabeceos, considerado como una medida de la actividad de vigilancia, aumente cuando la cobertura del dosel y el número de individuos en el grupo sean menores.

Realizamos este trabajo en la Estación Biológica Cuericí, ubicada en la Cordillera de Talamanca, a 2600 msnm, entre las 7:00 y las 17:00 horas. Recorrimos los senderos alrededor de la estación en busca de individuos de *Pezopetes capitalis*, en grupos de tres personas. Una vez encontrado un individuo, realizamos observaciones focales durante el máximo período de tiempo posible o hasta completar tres períodos de observación distintos.

Definimos un “período de observación” como el lapso que un individuo se mantenía forrajeando en un mismo lugar, o sea, escarbando con las patas y el pico en una área discreta. Este período finalizaba cuando el individuo volaba o se desplazaba saltando hasta otro punto, iniciando otra actividad de forrajeo. Para cada período de observación se anotó tanto el tiempo de duración como el número de veces que el individuo vigilaba sus alrededores. Definimos que el comportamiento de vigilancia se llevaba a cabo cada vez que un individuo levantaba la cabeza y miraba alrededor, comportamiento que en adelante referimos como “cabeceo”. Para cada observación se obtuvo la tasa de cabeceos dividiendo el número de cabeceos entre el tiempo de duración de la observación. También, contabilizamos el número de individuos que se encontraban alrededor del individuo focal, hasta 4 m alrededor del individuo focal. Además, para cada punto en el que se llevó a cabo una observación, calculamos el porcentaje de cobertura de dosel utilizando un densiómetro esférico.

Para analizar si existe una relación entre la tasa de cabeceos y el porcentaje de cobertura del sitio y el número de individuos forrajeando, utilizamos regresiones lineales.

En base a estos análisis, encontramos que la tasa de cabeceos o comportamiento de vigilancia no está relacionada con la cobertura del dosel ( $p=0.66$ ) ni con el número de individuos que estaban forrajeando junto al individuo focal. ( $p=0.65$ ).

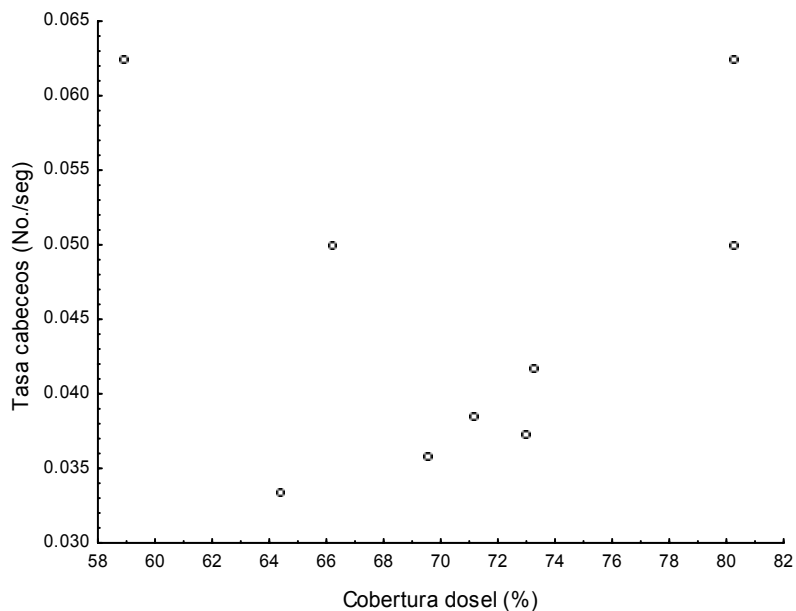
Esto nos sugiere que la cobertura del dosel no afectó el comportamiento de vigilancia en *Pezopetes capitalis*. Uno de los supuestos asociados con la conducta de vigilancia hecha para *P. capitalis* durante el forrajeo, fue la presencia de depredadores voladores como aves rapaces. En consecuencia, se hicieron solamente estimaciones de cobertura del dosel como barrera de percepción del depredador. En nuestro estudio, la presencia de *P. capitalis* fue restringida a sitios con alta densidad de cobertura (60-80%), por lo que es posible que no exista una verdadera amenaza de las aves de presa ya que estas no perciben la presencia de *P. capitalis* bajo el dosel. Por otro lado, dado que esta es una especie que permanece principalmente en el sotobosque (Stiles y Skutch 1989), sus potenciales depredadores podrían ser principalmente terrestres o habitan en los mismos lugares que *P. capitalis*. De esta forma, es posible que la cobertura de la vegetación a nivel de sotobosque sea la que esté determinando el comportamiento de vigilancia de *P. capitalis*.

Por otro lado, la tasa de cabeceos no fue influenciada por el tamaño del grupo, sugiriendo que cada individuo vigila por su cuenta y los miembros de grupos no interactúan. Otra posibilidad, es que cuando se forma un grupo de individuos, solamente uno de ellos actúe como vigilante; en este caso, esperaríamos que uno de los individuos del grupo presente una tasa de cabeceos más alta con respecto a los demás integrantes del grupo. Por otro lado, cabe resaltar que, en la toma de registros realizados en este estudio, pudimos haber considerado como solitarios aquellos individuos que, en realidad, no lo eran. Esto pudo ocurrir porque la densidad del sotobosque impidió ver y contar a otros individuos del grupo.

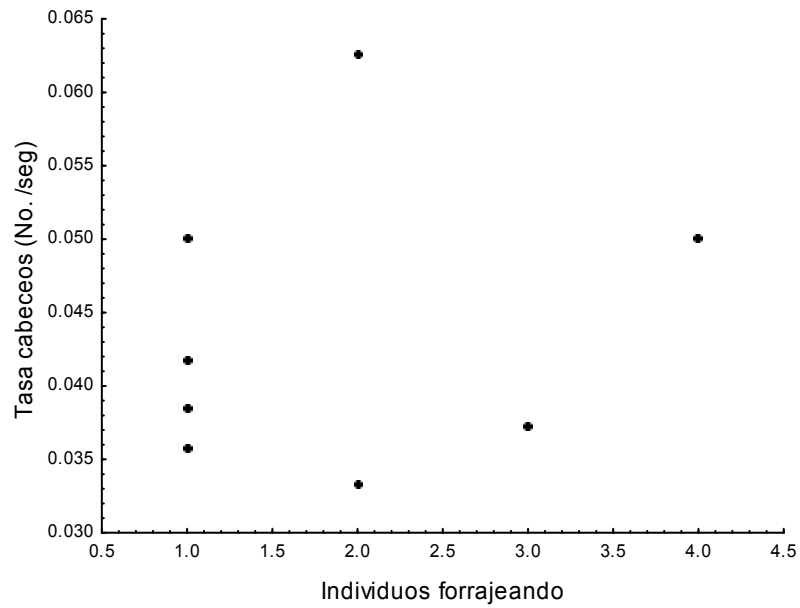
## Referencias

Sendoya, S. F. 2004. Selectividad de recursos polínicos por abejas sin aguijón en bosque tropical seco siempreverde y caducifolio. En: A. Farji & G. Barrantes (Eds). Ecología Tropical y Conservación 2004-2. Pp: 341-344.

Stiles, G. F. y A. F. Stutch. 1989. Guía de aves de Costa Rica. Cornell University Press, New York.



**Fig 1.** Tasa de cabeceos de individuos focales de *P. capitalis* según la cobertura del dosel (n=10).



**Fig 2.** Tasa de cabeceos de individuos focales de *P. capitalis* de acuerdo al número de individuos forrajeando en el grupo (n=10).

## SELECCIÓN SEXUAL EN ESCARABAJOS DE LA FAMILIA MALACHIDAE

Adriana López, Mariana Pueta, Carlos Vinueza, Emiliana Isasi, Sandra Galeano, Horacio Ballina y Carlos Cordero

**Editor:** Diego Cadenas (el venezolano mas, pero mas lindo)

**Resumen.** Evaluamos la conducta pre y durante la copula de escarabajos de la familia Malachidae con el fin de identificar qué carácter morfológico podría estar bajo elección femenina. Consideramos que la elección femenina podría estar determinada por el tamaño corporal del macho, tamaño de las antenas y su simetría. No encontramos ninguna relación entre los aspectos morfológicos estudiados y una posible elección femenina. Nuestros resultados sugieren algún tipo de elección críptica femenina asociado probablemente a la calidad del ritual pre y durante la copula.

**Palabras clave:** comportamiento, Malachiidae, morfología, selección sexual.

### Introducción

La selección sexual ha sido definida como la selección que emerge de las diferencias en el éxito reproductivo (Futuyma 1998). En este concepto, Darwin propuso la selección sexual en dos formas: competencia entre machos por acceso a las hembras (selección intrasexual), y elección femenina por algunos fenotipo mas que otros (selección intersexual) (Futuyma 1998). Se supone que la selección actúa positivamente de forma direccional sobre aquellos fenotipos más grandes con mejores ornamentos y despliegues. Por ejemplo, el estudio del comportamiento femenino ha dado suficiente evidencia de que las hembras discriminan entre machos para asegurarse de la calidad genética de su proge. (Tallamy et al, 2002).

Una de las contribuciones más importante de los últimos años al estudio de la selección sexual es que la elección femenina no se da únicamente en fase precopulatoria. Las hembras pueden escoger entre machos durante y después de la copula y antes o después de la fertilización (Eberhard, 1991, 1996). La discriminación durante o después de la cópula se le conoce como elección críptica, dado que ocurre después de la penetración y generalmente es difícil de detectar. La elección críptica femenina tiene el potencial de alterar cualquier tipo de selección sexual precopulatoria.

Estudios con escarabajos de la familia Chrysomelidae han demostrado que las hembras pueden, de manera críptica, discriminar entre machos y que el éxito reproductivo de estos estaba correlacionado con la calidad del ritual copulatorio. En este caso las hembras utilizan la velocidad con la que los machos golpeaban sus antenas como señal de la calidad genética (Tallamy et al, 2002).

Observaciones y análisis detallados del comportamiento pre y durante la copula son indispensables para encontrar mecanismos y estructuras que podrían estar utilizando los machos para convencer a las hembras y por ende estar sujetos a elección femenina.

Realizamos observaciones preliminares en escarabajos de la familia Malachiidae encontrando que solo unos pocos lograban tener copulas exitosas. Entonces, en este trabajo describimos la conducta pre y durante la copula con el fin de identificar qué carácter morfológico podría estar bajo elección femenina. A partir de esto consideramos que la elección femenina estaría determinada probablemente por el tamaño corporal, tamaño de las antenas y simetría de estas. Por lo tanto machos en apareamiento serían de mayor tamaño y con antenas más largas y simétricas.

## Métodos

Realizamos este trabajo en la Estación Biológica de Cuerici, Talamanca, Costa Rica. Los escarabajos se encontraron en dos parches de vegetación distribuidos principalmente en flores compuestas y leguminosas. Las observaciones las realizamos entre las 7:30 y 11:30 a.m. Se registraba el tiempo de la cópula y patrones de comportamiento previos a la cópula y durante la cópula. Para tomar medidas morfológicas y realizar experimentación se colectaron parejas que se encontraban en cópula así como machos y hembras solitarios.

Una parte de éstos fueron colectados vivos y otros se sacrificaron en alcohol al 80%.

Tanto a los machos como a las hembras se les midió el largo y ancho de los élitros y con esto se calculó el área de los élitros (fórmula de una elipse) como medida del tamaño corporal. Adicionalmente a los machos se les midió el largo de las antenas derechas e izquierdas como medida del posible carácter bajo selección. Estas medidas se realizaron bajo el microscopio estereoscópico con un Vernier digital. Para determinar la simetría se obtuvo la diferencia entre el largo de las antenas derechas e izquierdas.

Con el fin de averiguar si las hembras que ya habían copulado, eran capaces de aceptar múltiples copulas, se realizó un experimento colocando una hembra que ya había copulado junto con un macho solitario y se esperó hasta que la cópula se concretara. Esto lo hicimos con 10 parejas distintas, registramos el tiempo de esta y si esta era exitosa.

## Resultados

### Observaciones de la conducta de apareamiento

Los primeros individuos se registraron a las 7:30 a.m. En el primer parche de vegetación los escarabajos estaban refugiados principalmente en flores de *Araceas*, *Monochaetum sp.* y manzanilla. En el segundo parche estaban alimentándose y desplazándose entre flores de *Dalia* principalmente, en ningún caso mostraron interés copulatorio. A las 8:20 a.m. se registró la primera pareja copulando en el segundo parche de vegetación. A partir de este momento el número de parejas en cópula se incrementó, sin embargo la mayoría de los escarabajos continuó alimentándose. El mayor número de cópulas se registró a las 10:30 a.m. en el primer parche y a las 9:40 a.m. en el segundo parche.

La conducta de apareamiento se dividió en tres fases: 1) Fase pre-copulatoria, el macho identificó a la hembra, comenzó a rodearla en la flor donde ella estaba alimentándose y después de un par de vueltas la empezó a tocar con las antenas y con las patas delanteras en tórax y abdomen, para finalmente montarla. Simultáneamente, el macho la palpaba con su edeago y con sus patas delanteras, una vez que logró mantenerse montado sobre ella la frotó insistentemente en el tórax con sus antenas. 2) Fase copulatoria, se observó al macho sujetado a la hembra con sus extremidades anteriores, quedando las extremidades posteriores extendidas sin movimiento. En algunos momentos de la cópula, la hembra frotó los costados del abdomen del macho con sus extremidades intermedias. Durante toda la cópula, la hembra continuó alimentándose. Avanzada la cópula, la hembra aumentó su movilidad e incrementó sus acciones de rechazo, sacudiendo ocasionalmente el cuerpo. El macho ante la actitud de rechazo de la hembra, frotó nuevamente con sus antenas el tórax de la hembra. Este patrón se repitió varias veces hasta que el macho se bajó de la hembra. Sin embargo, éste intentó reanudar la cópula sin éxito palpando una vez más a la hembra con el edeago y frotando su tórax con las antenas. En promedio las cópulas tuvieron una duración de 45 a 120 minutos.

En general, se observaron menos hembras que machos en esta población. En algunos casos, machos solitarios intentaban desplazar al macho de una pareja, palpando con sus antenas a la hembra y empujando a su adversario con las extremidades y la cabeza. En ocasiones, algunos machos solitarios intentaron copular con el macho en pareja. Por otra parte, hembras que se encontraban en una flor ocupada por una pareja no mostraron interés por desplazar a alguno de los individuos que estaban copulando.

### Experimento de múltiples cópulas

Todas las hembras a las que se les presentaron machos solitarios copularon nuevamente. Sin embargo en el 67% de los casos, se observaron comportamientos de rechazo al principio de la cópula. Durante el experimento, las hembras abrían los élitros y levantaban el abdomen. En estos casos, la hembra lograba apartar al macho, pero luego de varios intentos por parte de éste, se producía la cópula.

### Características morfológicas

El tamaño corporal de los machos encontrados solitarios y en pareja fue similar ( $t=0.606$ ,  $GL=47$ ,  $p=0.547$ ) (Cuadro 1). Tampoco encontramos una relación entre el tamaño de élitros en machos y hembras ( $r=0.060$ ,  $p=0.783$ ).

Las longitudes de las antenas izquierdas ( $t=0.741$ ,  $GL=46$ ,  $p=0.462$ ) y derechas ( $t=0.741$ ,  $gl=46$ ,  $p=0.462$ ) para machos solitarios y machos en pareja fueron similares. Asimismo, encontramos una relación entre el área de élitros y la longitud de la antena de los machos ( $r=0.035$ ,  $p=0.89$ ). Además, encontramos poca variación en la longitud de las antenas, de manera que machos de diferentes tamaños corporales tienen longitudes similares de antenas (Figura 1). No encontramos que las antenas de machos solitarios y machos en pareja fueran asimétricas ( $t=0.606$ ,  $gl=47$ ,  $p=0.54$ ) (Tabla 1).

## **Discusión**

La conducta de apareamiento en los escarabajos de la familia Malachiidae muestra que la actividad sexual de estos insectos se da durante las primeras horas de la mañana mientras se están alimentando. El macho inicia el cortejo utilizando sus extremidades anteriores y las antenas para convencer a la hembra de que copule. Una vez iniciada la cópula la permanencia está determinada por la calidad con la que el macho estimule a la hembra principalmente con las antenas.

Que el tamaño corporal determine el tamaño de las antenas en los machos, sugiere que ambos caracteres podrían evolucionar de manera independiente. Aunado a que las antenas juegan un papel fundamental en el cortejo y estímulo durante la cópula, este órgano parece ser un componente sujeto a elección femenina pero no sobre el tamaño, sino tal vez sobre la velocidad o forma de estimulación. La variación alométrica que encontramos en este carácter (i.e., machos pequeños tienen antenas grandes) apoya esta idea.

La gran variación en el tamaño de los élitros de los machos tanto en cópula como solitarios parece indicar que al menos, para esta especie, el tamaño corporal no está jugando un papel importante sobre el éxito de apareamiento. Quizás esta variación en el tamaño de los élitros se deba simplemente a plasticidad fenotípica que no está necesariamente asociada a un rasgo bajo selección sexual, puede estar bajo selección natural (mejor vuelo, etc.). Las hembras permitieron múltiples cópulas, lo que sugeriría que la selección podría darse después de llevada a cabo la penetración (Tallamy et al., 2002).

En resumen, nuestros resultados sugieren algún tipo de elección críptica femenina asociado probablemente a la calidad del ritual pre y durante la cópula.

## Referencias

Douglas J. Futuyma. 1998. Evolutionary Biology. Third Edition. Sinauer Associates Inc. U.S.A.

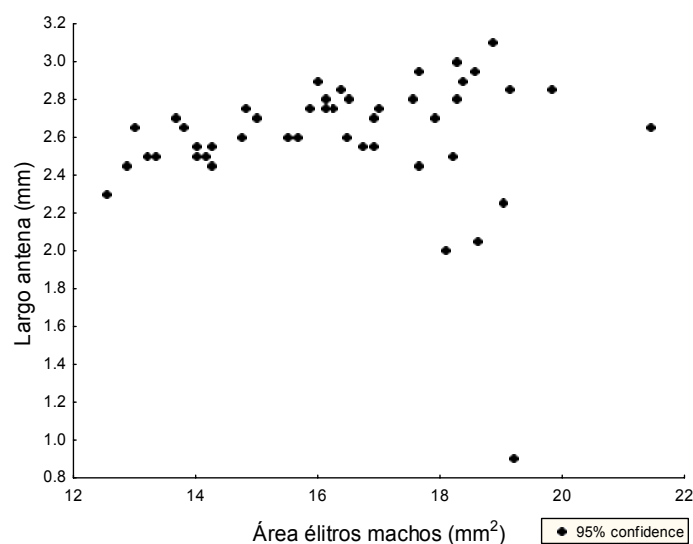
Eberhard W.G. 1991. Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. Biol Rev 66:1–31.

Eberhard W. G. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Tallamy, D., Powell B. E. & J. A. McClafferty. 2002. Male traits under cryptic female choice in the spotted cucumber beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). Behavioral Ecology 13:511-518.

**Tabla 1.** Área y diferencia de antenas en machos solitarios y en pareja de escarabajos de la familia Malachiidae

	Machos	
	Solitario Media $\pm$ Error estándar	En pareja Media $\pm$ Error estándar
Área	16 $\pm$ 0.4	16.5 $\pm$ 0.4
Antena	0.03 $\pm$ 0.06	0.025 $\pm$ 0.06



**Fig. 1.** Relación entre el largo de la antena y el área de los élitros de machos de escarabajos de la familia Malachiidae.



## **CADA CUAL RESUELVE SUS PROBLEMAS A SU MANERA: VARIACIONES EN LAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE LAS ESPECIES DEL PÁRAMO QUE CRECEN BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE LUZ Y TEMPERATURA.**

Margarita Ríos & Diego Cadenas.

**Palabras clave:** área foliar, luz, páramo, pubescencia, temperatura.

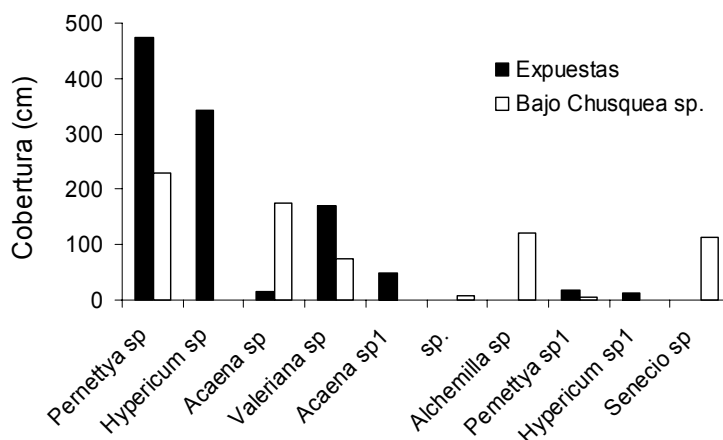
La luz y la temperatura, afectan directamente la tasa fotosintética de las plantas, por lo que son factores importantes para su crecimiento, supervivencia y reproducción. Estos factores presentan grandes variaciones a nivel espacial y temporal (Hogan & Machado 2002) y las plantas responden de manera diferencial a esas variaciones. Las respuestas pueden ser a nivel fisiológico o morfológico y están determinadas por las características intrínsecas de las especies, su historia de vida y su plasticidad fenotípica. En los páramos se presentan condiciones extremas de luz y temperatura, que posiblemente han jugado un papel determinante en la selección y evolución de las características adaptativas de las plantas (Corner 1999). Estas variaciones se dan incluso a nivel de microhábitats, haciéndose más extremas a nivel del suelo y más estables en los lugares con cobertura vegetal densa (Fabara & Peñaloza 2002). La pubescencia y el tamaño y grosor de la hoja, son algunas de las características que pueden presentar mayor variación entre plantas de diferentes microhábitats.

Evaluamos si *Chusquea* sp., como generador de cobertura vegetal, afecta la distribución y la abundancia de algunas especies vegetales en el páramo. Además, evaluamos si las especies que habitan en sitios expuestos presentan variaciones morfológicas contrastantes con respecto a las que crecen bajo la cobertura de *Chusquea* sp.

Este estudio lo realizamos en el páramo del Cerro de la Muerte, ubicado a 3400 m de altura en la Cordillera Talamanca, Costa Rica. Establecimos 10 parcelas (1 x 1.5 m), cinco en sitios expuestos y cinco bajo la cobertura de *Chusquea* sp. Estimamos la abundancia relativa de cada una de las especies por medio del método de Camfield, sobre dos líneas diagonales que atravesaban la parcela. Calculamos la cobertura (cm) de cada especie en cada microhábitat, sumando las coberturas parciales en cada parcela. Consideramos especies típicas para cada microhábitat a aquellas especies que fueron al menos 10 veces más abundantes en uno de los dos sitios. Para cada especie coleccionamos hojas de diferentes individuos y medimos su largo, ancho y grosor, además establecimos su nivel de pubescencia. Calculamos el área foliar multiplicando el largo por el ancho de las hojas, y de las pinas en el caso de las hojas compuestas. Establecimos el nivel de pubescencia cualitativamente así, 1) sin pubescencia, 2) poca y 3) abundante. Evaluamos las diferencias morfológicas entre las especies de los dos microhábitats con pruebas de Mann-Whitney para cada una de las características (área foliar, grosor de la hoja y pubescencia).

Identificamos tres especies casi exclusivas para cada microhábitat. En los sitios expuestos encontramos dos especies del género *Hypericum* y *Acaena* sp.1, mientras que bajo la sombra de *Chusquea* sp. encontramos *Acaena* sp., *Alchemilla* sp. y *Senecio* sp. (Fig. 1). El área foliar fue similar entre las especies de los dos microhábitats ( $Z = 1.52$ ,  $p = 0.12$ ), sin embargo, hubo una mayor variación en el tamaño de la hoja dentro de las especies que crecen en la sombra (78.4 – 12818 mm). La pubescencia ( $Z = 0.22$ ,  $p = 0.83$ ) y el grosor de la hoja ( $Z = 0.65$ ,  $p = 0.51$ ) también fueron similares entre los dos grupos de especies. Aunque las especies encontradas en los dos microhábitats evaluados fueron diferentes, los dos grupos de especies no se separaron bajo ninguno de los criterios que evaluamos. Esto puede deberse a que habían diferentes especies con estados intermedios para cada una de las características morfológicas evaluadas.

A pesar de que los microhábitats aquí evaluados, presentan condiciones de luz y temperatura muy contrastantes, los resultados que obtuvimos a partir de las seis especies, aparentemente reflejan que estas presiones no tienen la suficiente fortaleza como para regular los patrones morfológicos que esperábamos obtener. Por otro lado, aunque las especies de un mismo microhábitat deben resolver problemas similares, cada especie resuelve sus problemas individualmente. Por tal razón, no podemos esperar que estas especies se separen en grupos discretos por sus características morfológicas, dado el gran número de adaptaciones y combinaciones de adaptaciones posibles.



**Fig. 1.** Cobertura de las especies encontradas en las parcelas expuestas y las que crecen bajo la sombra de *Chusquea* sp.

## Referencias

- Fabara J., C. Peñaloza. Factores abióticos que afectan la morfología de *Vaccinium* sp. *Ecología Tropical y Conservación* 2002-2. Pp. 94-96.
- Hogan, K., & J. L. Machado. 2002. La luz solar: consecuencias biológicas y su medición. En M. Guariguata & G. Kattan (eds). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Pp. 119-144.
- Korner, C. 1999. *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín.

## **EFFECTO DE LA RADIACIÓN Y LA ELEVACIÓN SOBRE LA MORFOLOGÍA FOLIAR DE *Pernettya* sp. (ERICACEAE).**

Emiliana Isasi y Ruth Salas

**Resumen.** Estudiamos el efecto de la radiación solar a lo largo de un gradiente de elevación sobre la morfología foliar de *Pernettya* sp, evaluando los cambios en área y grosor foliar de plantas expuestas y no expuestas a la radiación solar a lo largo de un gradiente de elevación. Plantas de mayor exposición a la radiación solar tuvieron hojas más pequeñas comparadas con plantas con menor grado de exposición. Las variaciones morfológicas se incrementaron con la elevación. Este patrón podría evitar la fotoinhibición y minimizar la desecación.

**Palabras clave:** área foliar, elevación, páramo, *Pernettya* sp., radiación solar.

### **Introducción**

Las condiciones ambientales de ecosistema determinan muchas veces las características morfológicas de las especies. En la mayoría de los casos, la respuesta está dada por cambios morfológicos que permiten superar condiciones de estrés. En consecuencia, estos cambios pueden ser mucho más notables en un gradiente dentro de un mismo hábitat. Por ejemplo aumento en la de pubescencia de tallos y hojas a medida que disminuye la temperatura, cambios en la coloración de la hoja que permita una mayor reflexión de la luz solar, etc.

Los páramos son ecosistemas con condiciones climáticas extremas. Se caracterizan por presentar alta radiación solar, baja disponibilidad de agua, amplias fluctuaciones diarias de temperatura y baja presión parcial de gases, condiciones que se acentúan a medida que aumenta la elevación (Kapelle & Brown, 2000). Las plantas que habitan en estos ecosistemas presentan características morfológicas que le permiten resistir las bajas temperaturas, la desecación y la fotoinhibición producida por la alta radiación (Körner 1999). Las más importantes son variaciones en el área foliar, el grosor de la hoja, la pubescencia y el ángulo de orientación foliar (Strek *et al.* 1999) Estas características pueden ajustarse a las variaciones temporales y espaciales de radiación solar y temperatura (Barbour 1987). Así, las plantas de una misma especie con amplias distribuciones en los páramos tienden a mostrar plasticidad morfológica que les permite desarrollarse bajo condiciones climáticas variables.

La especie *Pernettya* sp. habita en ecosistemas de páramo en el que se distribuye desde elevaciones medias altas hasta el páramo propiamente. Presenta características morfológicas de plantas adaptadas a vivir bajo estrés hídrico y térmico producido por la elevación. Dentro de la especie, existen variaciones en estas características morfológicas (Carmona y Moreno-Paro 2000), lo sugiriendo una alta plasticidad morfológica que parece responder al grado de exposición a la radiación solar. Nuestro objetivo fue determinar el efecto de este gradiente de elevación sobre los cambios en el tamaño y grosor foliar de *Pernettya* sp. ante variaciones en su exposición a la radiación solar.

Nosotros esperamos que la morfología foliar de *Pernettya* sp. variará en respuesta a la radiación solar, siendo las hojas más pequeñas y gruesas en sitios de alta radiación solar y que esta diferencia se incrementa al aumentar la elevación, debido a que la incidencia de la radiación solar tiende a ser mayor a mayores alturas.

### **Métodos**

Realizamos este estudio en enero del 2005 en el páramo del Cerro de la Muerte, Cordillera de Talamanca, aproximadamente entre los 3000 y 3400 m.s.n.m. Seleccionamos tres áreas que denominamos de elevación baja, media y alta, con una diferencia altitudinal de 100 m entre cada uno de ellas. En cada área se colectaron muestras de individuos adultos, en fructificación, de *Pernettya* sp, que estaban creciendo directamente expuestas a la radiación solar y otras más protegidas que estaban asociadas a arbustos como *Chusquea* sp., *Hypericum* sp, *Vaccinium* sp. y/o a rocas. Las primeras se clasificaron como muestras expuestas y las segundas como no expuestas a la radiación solar. En la elevación baja, media y alta se colectaron 40, 30 y 20 individuos, respectivamente.

Para comparar el tamaño de la hoja entre plantas bajo las diferentes condiciones ambientales, obtuvimos el área y el grosor promedio foliar de tres hojas por cada individuo. Las hojas de cada muestra correspondieron a la quinta hoja de la base hacia el ápice de la rama. El área se calculó a partir de la fórmula de una elipse.

Utilizamos ANDEVA factorial para comparar la variación del grosor y el área foliar entre las diferentes exposiciones de radiación solar (plantas expuestas y no expuestas) en diferentes elevaciones (Alta, Media y Baja). Se realizaron pruebas a posteriori de Duncan.

## Resultados

El área foliar fue menor en plantas expuestas al sol ( $101.5 \pm 34.1 \text{ mm}^2$ ) que en aquellas que no están expuestas ( $139.5 \pm 33.9 \text{ mm}^2$ ) ( $t = -5.3$ ,  $gl = 88$ ,  $p < 0.001$ ). Sin embargo, el grosor de la hoja fue similar entre plantas bajo diferentes exposiciones a la radiación solar (Expuestas =  $0.51 \pm 0.16 \text{ mm}$ , No expuestas =  $0.55 \pm 0.17 \text{ mm}$ ,  $t = -1.01$ ,  $gl = 88$ ,  $p = 0.31$ ).

Al evaluar este efecto considerando la elevación, el área foliar disminuyó al aumentar la elevación ( $F_2 = 35.5$ ,  $p < 0.001$ ) y las diferencias en el área foliar de las hojas entre plantas expuestas y no expuestas se incrementó a medida que aumentó el gradiente de elevación ( $F_{2,84} = 7.6$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 1). Las plantas que se encontraron a elevaciones bajas presentaron áreas foliares similares, sin embargo a medida que aumentaba la elevación, las áreas foliares de las plantas expuestas disminuyó más que las de plantas no expuestas. Las plantas de baja elevación y las plantas no expuestas de altas elevaciones presentaron hojas de mayor área foliar, mientras que las expuestas a elevaciones medias y altas hojas de menor tamaño. Solo para plantas no expuestas a elevaciones medias se obtuvieron áreas foliares totalmente diferentes al observado en el resto de los tratamientos.

El grosor de la hoja aumentó con la elevación. Sin embargo las plantas expuestas y no expuestas a lo largo del gradiente de elevación presentaron el mismo patrón. ( $F_{2,84} = 2.4$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 2), excepto para el caso de máxima elevación en el que el grosor fue significativamente diferente según el grado de exposición a la radiación solar. El grosor de las hojas fue similar entre plantas de la misma altura, pero difirió entre plantas expuestas a las mismas condiciones de luz pero pertenecientes a alturas diferentes. A elevaciones altas incluso había diferencias entre plantas expuestas y no expuestas, siendo mayor el grosor en plantas no expuestas a la radiación solar.

Incluimos la pendiente del suelo como otro factor que podría influir sobre las condiciones ambientales y como consecuencia sobre el grosor y área foliar. Sin embargo, las ANOVAS factoriales no mostraron diferencias en el patrón de variación de ambas variables respuestas al incluir la pendiente (área foliar:  $F_{(2,84)} = 0.9$ ,  $p = 0.4$ , grosor foliar:  $F_{(2,84)} = 0.8$ ,  $p = 0.4$ ).

## Discusión

Las hojas de *Pernettya* sp. presentaron un área foliar menor en plantas expuestas a la radiación solar que en aquellas no expuestas. Esta diferencia se incrementó a lo largo del gradiente de elevación (Fig.1). La disminución en el área foliar implica una reducción en el área efectiva de captación de luz y de intercambio de agua y gases, y una menor capa límite. Regulando el tamaño de área fotosintética y de intercambio, la planta logra evitar la fotoinhibición y la desecación. La fotoinhibición se produce cuando la clorofila de la planta es excitada por encima de su umbral, lo cual evita que pueda ser excitada nuevamente en un lapso de tiempo. Esto se produce a alta intensidad de radiación solar y produce disminución en la tasa fotosintética de la planta (Lüttge 1997). Por otra parte, al reducir el área foliar, disminuye la superficie de intercambio de agua y gases (menos densidad de estomas por hoja), y aumenta la estabilidad de la capa límite de la hoja. De esta manera disminuye la pérdida de agua y se evita la desecación (Barbour 1987). Al aumentar la elevación, esperábamos que la intensidad de los cambios morfológicos que le permiten a la planta adaptarse a las condiciones ambientales, se incrementara. En general, nuestros resultados reflejan este comportamiento. Esto indica que a mayor elevación la cantidad de radiación solar aumenta, haciendo mucho más extrema la situación de estrés.

El grosor foliar aumentó junto al gradiente de elevación, pero no encontramos diferencias entre las hojas de plantas expuestas y aquellas no expuestas a la radiación solar (Fig. 2). Esto parece indicar que el aumento del grosor es una adaptación que se presenta a una escala mucho más amplia que la de área foliar, ya que los cambios se producen con variaciones fuertes de intensidad solar, como las que se encuentran al variar la altitud. Sin embargo, en el área de máxima elevación el grosor foliar de las plantas expuesta fue mayor al de las no expuestas. Lo cual indica que a medida que se incrementa el nivel de estrés por radiación solar, las adaptaciones para evitar desecación y fotoinhibición son más marcadas. Según Hogan, y Machado (2002) las hojas expuestas a la luz resultan ser mucho más gruesas y presentan un mayor número de cloroplastos por unidad de área. Al aumentar el grosor de la hoja, los cloroplastos quedan apilados reduciéndose el grado de exposición de estos a la radiación solar (Lüttge 1997). De esta manera se disminuye el riesgo de fotoinhibición sin perder capacidad fotosintética.

Al evaluar el efecto de la pendiente sobre el área y grosor foliar, no encontramos diferencias en el patrón de variaciones explicado inicialmente por la radiación solar y la altura. Consideramos que la pendiente podría ser un factor determinante pues está relacionada con los vientos, la captación de agua, la pérdida de nutrientes por escorrentía y la incidencia de luz solar. Sin embargo, no descartamos que la pendiente pueda generar diferencias sobre las adaptaciones de *Pernettya* sp. A elevaciones medias el área foliar de las plantas expuestas fue menor que el de las plantas no expuesta encontradas a mayor elevación (Fig. 1). Este patrón no puede explicarse a partir de la radiación solar, pues contradice el hecho de que a mayor elevación, mayor estrés y menor área foliar. Sin embargo, esta área presentó una pendiente más marcada y vientos más fuertes, por lo que estas condiciones de inclinación del suelo podría ser la causa de esta reducida área foliar.

En conclusión, la radiación solar y la elevación influyeron sobre la morfología foliar de *Pernettya* sp. En el páramo, las condiciones extremas de luz y temperatura, tienen un efecto muy marcado sobre esta especie, que provoca fuertes variaciones en su morfología foliar en pequeños gradientes de elevación y/o en condiciones microambientales diferentes. Esto sugiere que los refugios térmicos pueden ser más importantes a mayor altura.

## Referencias

Barbour, M.G., J.H. Burk & W.D. Pitts. 1987. Terrestrial plant ecology. Benjamin Cummings.

Carmona, V., & Moreno-Caro, C. 2001. Fuerzas selectivas diferenciales en un páramo costarricense. *Ecología Tropical & Conservación* 2001-02: 119-121.

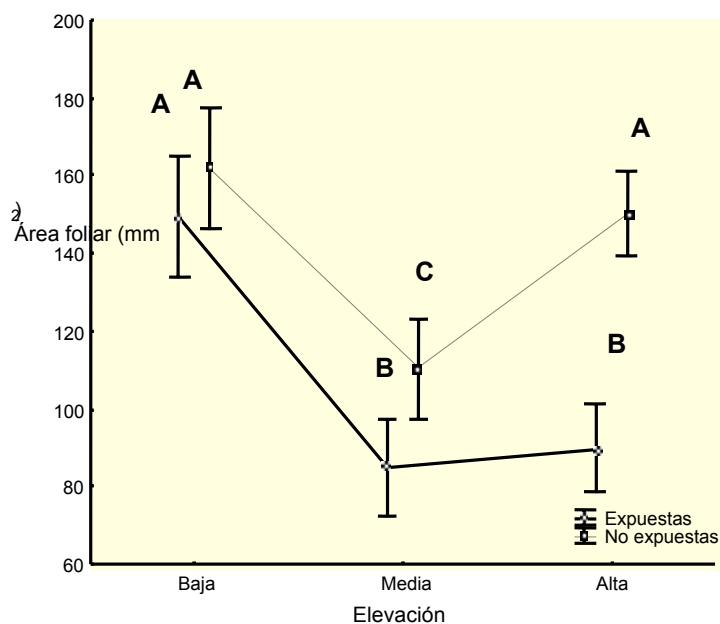
Hogan K. y Machado, J., 2002. La luz solar: consecuencias biológicas y medición. Pp 119-143. En: M. Guariguata & G. Catan (Eds.) *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago, Costa Rica.

Kapelle, M. & A. D. Brown. 2000. Bosques nublados del neotrópico. InBio. Costa Rica.

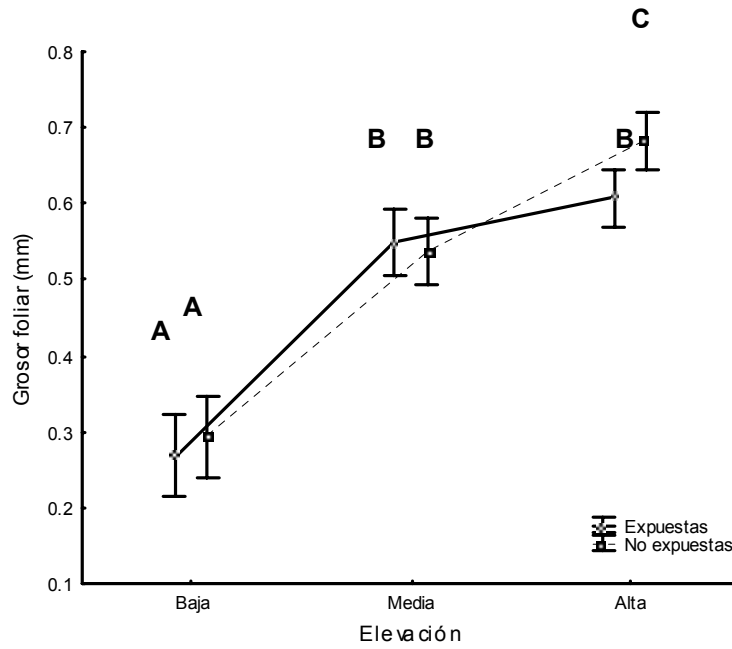
Körner, C. 1999. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer-Verlag. Germany.

Lüttge, U. 1997. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer-Verlag. Germany.

Streck, F.J., D.B. Clark, D.A. Clark, & F. Bongers. 1999. Light fluctuations, crown traits, and response delays for tree saplings in a Costa Rica lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 83-95.



**Fig 1.** Área foliar de *Penettya* sp. en baja, media baja y alta elevación en exposición y no exposición de radiación solar. Letras iguales indican áreas foliares similares.



**Fig 2.** Grosor foliar de *Penetia* sp. en baja, media y alta elevación en exposición y no exposición de radiación solar. Letras iguales indican grosos foliares similares.

## EFECTO DE LA COBERTURA VEGETAL SOBRE EL CRECIMIENTO DE *SENECIO* SP.

Karla Barquero y Alejandro Muñoz

**Resumen.** Evaluamos la influencia de las condiciones de cobertura sobre la variación morfológica de plantas de *Senecio* sp. creciendo en sitios abiertos y dentro de parches de *Chusquea subtesellata*, *Escallonia myrtilloides* y *Vaccinium* sp. en el páramo. Esperábamos encontrar plantas con hojas más grandes y tallos más altos en los parches que fuera de estos, y con menor producción de flores y frutos por haber asignado sus recursos a un mayor crecimiento para superar la barrera mecánica de polinización y dispersión que les impone la vegetación circundante. Medimos variables morfológicas de 35 plantas encontradas creciendo bajo tres condiciones de cobertura: en el borde o dentro de parches de vegetación, en áreas entre parches y en sitios abiertos. Los individuos que crecen en zonas abiertas producen menos inflorescencias/infrutescencias y tienen tallos y hojas significativamente más pequeños que los que crecen cerca o dentro de la vegetación. El área foliar de las plantas se relaciona positivamente con la altura del tallo y la cantidad de inflorescencias/infrutescencias producidas, mientras que la altura de la cobertura vegetal no está relacionada con ninguna variable morfológica medida en las plantas que crecen bajo esta. Las condiciones microclimáticas de los sitios cubiertos favorecen el desarrollo de una mayor área foliar en las plantas de *Senecio* sp., la cual les permite realizar mayores inversiones en crecimiento y reproducción, sin que la asignación de sus recursos a uno u otro proceso se vea limitada por la altura de la cobertura que las rodea.

**Palabras Clave:** desarrollo, morfología, páramo, *Senecio*

### Introducción

A grandes elevaciones, variaciones extremas en factores físicos del ambiente como radiación, temperatura y viento, limitan en mayor medida el desarrollo de la vida (Lüttge 1997; Körner 1999). Las plantas presentan una serie de adaptaciones que les permiten sobrevivir en las drásticas condiciones ambientales a las que se enfrentan. Estas les permiten optimizar su crecimiento y reproducción, y cambiar en respuesta a las condiciones del medio (Körner 1999).

En ambientes como los páramos, la capacidad de responder de manera diferencial a los diferentes gradientes de condiciones ambientales es de vital importancia para la supervivencia de los individuos. Esto se hace evidente al observar diferencias morfológicas en los individuos de una misma población que crecen bajo condiciones microclimáticas distintas. Variaciones en intensidad de radiación incidente, exposición al viento y a fluctuaciones en la temperatura, están entre los factores que inducen cambios en la morfología y fisiología de los individuos (Körner 1999) y pueden repercutir en su capacidad reproductiva y crecimiento.

*Senecio* sp. es una planta anual adaptada a vivir en estas condiciones extremas de los páramos, que presenta variaciones morfológicas en respuesta a su ambiente. Los individuos que crecen fuera de parches de *Chusquea subtesellata*, *Escallonia myrtilloides* y *Vaccinium* sp. presentan hojas y tallos más pequeños que aquellos que crecen dentro o cerca de estos parches. El objetivo de este trabajo fue evaluar si las condiciones de cobertura en que crecen las plantas constituyen una barrera mecánica que influye en su morfología. Esperamos encontrar plantas con tallos y hojas más grandes y menor cantidad de inflorescencias o infrutescencias en sitios cubiertos, que en áreas abiertas. Suponemos que una mayor inversión en crecimiento hará que las



plantas establezcan un compromiso y sacrifiquen recursos reproductivos para construir tallos más altos que expongan las flores y frutos por encima de la vegetación circundante.

## Métodos

El estudio se llevó a cabo en el páramo del Cerro de la Muerte, a 3150 msnm. El sitio presenta parches de vegetación densa compuestos por *Chusquea subtesellata*, *Vaccinium* sp., *Escallonia myrtilloides* y otras especies de crecimiento arbustivo. Las plantas de *Senecio* sp. crecen tanto en los bordes e interior de estos parches como en áreas abiertas. Elegimos 35 plantas de *Senecio* sp. con flores o frutos y las clasificamos en tres categorías: plantas “expuestas”, que se encontraban en áreas abiertas con total exposición a las fluctuaciones en temperatura, la radiación y el viento, sin barreras mecánicas alrededor; plantas “intermedias”, ubicadas entre parches de vegetación, con acceso a luz pero rodeadas de barreras mecánicas; y plantas “cubiertas”, que estaban en los bordes o interior de los parches.

En cada planta medimos la altura del tallo hasta la punta de la inflorescencia, contamos el número de inflorescencias o infrutescencias presentes y calculamos el área foliar del mayor número posible de hojas de la roseta basal (2-9 hojas). En cada una de estas hojas tomamos tres medidas de longitud: desde la base de la lámina hasta el ápice, en la parte más ancha y en la parte cercana al ápice donde el ancho de la hoja empieza a disminuir. Ambas medidas del ancho fueron promediadas y el área de cada hoja se calculó según la fórmula del elipsoide. El área foliar por individuo corresponde al promedio de las áreas obtenidas para cada hoja para estandarizar por el número de hojas medidas en cada individuo. En plantas intermedias o cubiertas medimos además la altura del primer estrato de cobertura adjunto.

El área foliar, altura de la planta y número de inflorescencias/infrutescencias fueron comparados entre categorías de cobertura utilizando un análisis de varianza de una vía. Utilizamos regresiones lineales para analizar la relación entre las variables morfológicas medidas en las plantas y para determinar el efecto de la altura de cobertura sobre el área foliar.

## Resultados

Encontramos 16 plantas expuestas, 7 intermedias y 13 cubiertas. El área foliar fue menor en las plantas expuestas y mayor en las plantas cubiertas ( $F = 31.72$ ,  $p < 0.0001$ ,  $gl = 2/32$ ). La altura de las plantas intermedias y cubiertas fue similar, y casi el doble de la que presentaron las plantas expuestas ( $F = 42.06$ ,  $p < 0.0001$ ,  $gl = 2/32$ ). Las plantas expuestas produjeron el menor número de inflorescencias/infrutescencias, mientras que las cubiertas produjeron el mayor número ( $F = 10.27$ ,  $p < 0.0001$ ,  $gl = 2/32$ ) (Cuadro 1).

El área foliar se relaciona positivamente con la altura de la planta ( $R^2 = 0.62$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 4) y con el número de inflorescencias/infrutescencias ( $R^2 = 0.43$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 1). Así mismo, a mayor altura de la planta, se produce un mayor número de inflorescencias/infrutescencias ( $R^2 = 0.20$ ,  $p = 0.004$ ) (Fig. 2). No encontramos una relación entre la altura de la cobertura alrededor de las plantas y el área foliar ( $R^2 = -0.05$ ,  $p = 0.84$ ).

## Discusión

Las diferentes condiciones de cobertura influyeron sobre la morfología de las plantas. Las plantas expuestas presentaron menor área foliar, altura y producción de flores y/o frutos. En condiciones ambientales adversas en términos de exposición al viento, radiación solar y temperatura, las plantas con menor área foliar están mejor adaptadas para sobrevivir, pues hojas más pequeñas tienen una superficie menor de contacto con la atmósfera. Esto ayudaría a reducir los efectos negativos de la exposición excesiva a la radiación, como pérdida de agua y daños al aparato fotosintético (Carretero *et al.* 2003, DeAngelo *et al.* 2004).

Las plantas intermedias y cubiertas presentan una morfología similar, porque ambas se desarrollan en ambientes con condiciones más favorables. Es probable que la cobertura vegetal que las rodea contribuya a producir condiciones microclimáticas menos fluctuantes a lo largo del tiempo, conservando la humedad del suelo, creando barreras contra el viento, y disminuyendo la incidencia de radiación solar (Soutullo *et al.* 2002). Al desarrollarse en ambientes con estas características, las plantas intermedias y cubiertas pueden invertir en una mayor área foliar sin verse afectadas por la radiación excesiva que reciben las áreas abiertas. Por otro lado, la menor incidencia de luz en el suelo dentro o alrededor de parches de vegetación disminuye la radiación disponible para fotosíntesis y puede ser una presión que promueva un aumento en el área foliar durante el proceso de desarrollo de las plantas que crecen en estos ambientes (DeAngelo *et al.* 2004).

El área foliar tiene un efecto directo sobre el tamaño de la planta y la producción de flores y frutos, de modo que esta variable se puede considerar una medida de la capacidad de producción de biomasa de las plantas. Si la planta responde a las condiciones adversas del ambiente reduciendo el área foliar, esta característica podría estar determinando una menor capacidad de producción de biomasa para las plantas que se desarrollan en áreas abiertas. Si para las plantas que se desarrollan en zonas intermedias y cubiertas la disminución en la disponibilidad de luz para fotosíntesis es una presión que lleva a aumentar el área foliar, esta inversión en la producción de hojas más grandes, sería compensada por la mayor capacidad de estas para producir biomasa.

Para las plantas intermedias y cubiertas no se encontró relación entre la altura de la cobertura y el área foliar. Si la cobertura ejerciera alguna presión sobre *Senecio* sp., como competencia por acceso a la luz, limitaciones a las visitas de polinizadores o impusiera dificultades para la exposición de frutos al viento, esperaríamos encontrar plantas con un área foliar mayor que pudieran crecer más alto o producir mayor número de estructuras reproductivas. Sin embargo, el número de muestra fue pequeño y pudo no ser suficiente para caracterizar la variación existente en la población que pueda estar explicada por la influencia de la altura de cobertura.

En cuanto a las variables ambientales y morfológicas medidas, podemos concluir que las condiciones microclimáticas de los sitios cubiertos favorecen el crecimiento de *Senecio* sp. sin que se establezca un compromiso por parte de las plantas que reduzca la distribución de recursos a crecimiento y/o reproducción.

## Referencias

Carretero, X., A. Carretero y J. Ramírez. 2003. Radiación solar: ¿Cómo se protege el *Senecio* sp. en el páramo? En: Farji-Brener, A. y G. Barrantes (eds.). Ecología Tropical y Conservación 2003-2. Universidad de Costa Rica y Organización para Estudios Tropicales. Pp. 80-85.

DeAngelo, C., M. Muñoz, E. Pérez, S. Quijas, S. Tavera, E. Vargas y F. Rada. 2004. Variación intraespecífica en características morfológicas de *Senecio* sp. y *Geranium* sp. bajo condiciones microclimáticas contrastantes en el Páramo. Pp. 66-69. En: Farji-Brener, A.

y G.Barrantes (eds.). Ecología Tropical y Conservación 2004-2. Universidad de Costa Rica y Organización de Estudios Tropicales. San José, Costa Rica.

Körner, C. 1999. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. Springer-Berlag. New York, EUA. 338 p.

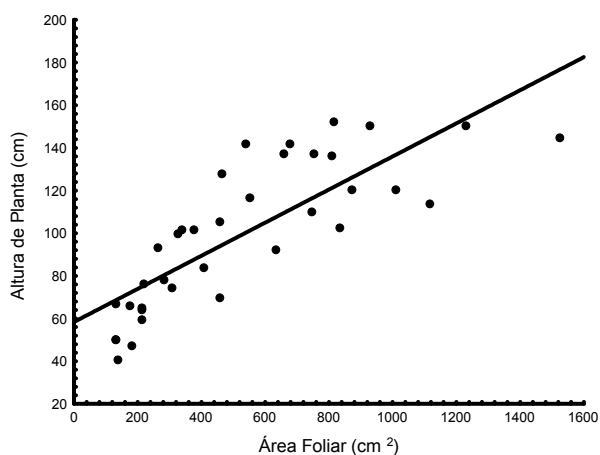
Lüttge, U. 1997. Physiological Ecology of Tropical Plants. Springer-Berlag. New York, EUA.

Soutullo, A., C. Véliz, D. Godínez, E. Tapia, F. Rada, J. Fabara, M. Lobato y O. Murillo. 2002.

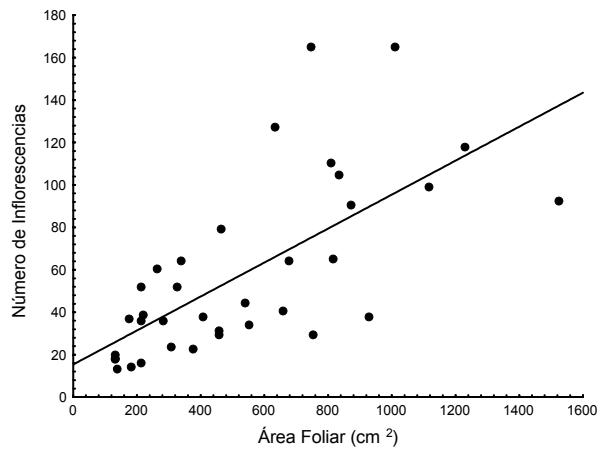
Efecto de las condiciones microclimáticas sobre el área foliar en tres especies de páramo. En: Farji-Brener, A. y G. Barrantes (eds.). Ecología Tropical y Conservación 2002-2. Universidad de Costa Rica y Organización para Estudios Tropicales. Pp. 77-79.

**Cuadro 1.** Valores promedio de las mediciones morfológicas realizadas en *Senecio* sp. (Prom  $\pm$  Desv. Std.)

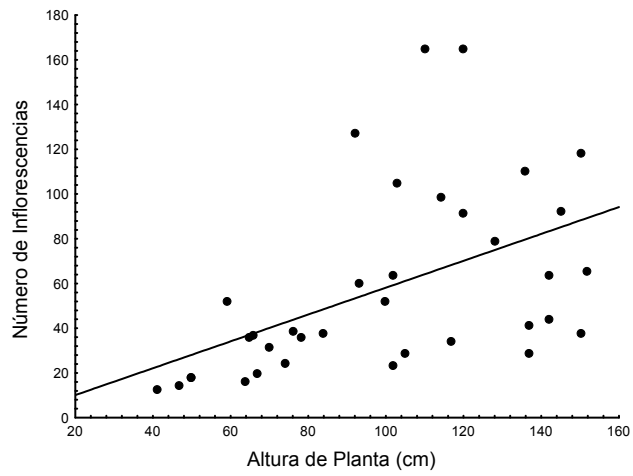
Variable morfológica	Expuestas	Intermedias	Cubiertas
Área foliar (cm <sup>2</sup> )	238.16 $\pm$ 98.91	566.06 $\pm$ 148.69	874.57 $\pm$ 306.36
Altura tallo (cm)	67.88 $\pm$ 16.67	119.00 $\pm$ 21.26	128.38 $\pm$ 17.91
Nro. Infloresc/Infrutesc	32.25 $\pm$ 16.11	56.86 $\pm$ 36.91	90.15 $\pm$ 44.16



**Fig. 1.** Relación entre el área foliar y la altura. N = 36.



**Fig. 2.** Relación entre el área foliar y el número de inflorescencias/infrutescencias. N = 36.



**Fig. 3.** Relación entre la altura y el número de inflorescencias/infrutescencias. N = 36.

## Nota corta

### HOJAS ROJAS: ESTRATEGIAS DE DEFENSA Y FOTOINHIBICIÓN EN *Vaccinium* sp. (Ericaceae)

Carlos Vinueza y Horacio Ballina

**Palabras clave:** enverdecimiento retardado, fotoinhibición, herbivoría, *Vaccinium* sp

En los bosques tropicales la herbivoría se concentra en las hojas viejas, pero la incidencia es aparentemente mayor en hojas jóvenes (Barone y Coley, 2002). En consecuencia, las plantas han desarrollado diversos mecanismos de defensa en este tipo de hojas. Por ejemplo, en muchas especies tropicales las hojas nuevas son de color blanco, rosado o rojas, en donde la producción de clorofila se retrasa hasta que las hojas hayan alcanzado su tamaño final. Esta alteración se conoce como enverdecimiento tardío, el cual implica que el proceso fotosintético de las hojas sea muy limitado hasta que éstas alcancen la madurez, por lo tanto contribuyen poco a su propio crecimiento (Kursar y Coley, 1992). Esta estrategia les permite a las plantas reducir al mínimo la pérdida de recursos provocada por herbívoros, ya que al ser atacadas por estos solo perderían los componentes estructurales de la hoja y no las proteínas y los lípidos asociados a la fotosíntesis.

Un caso de enverdecimiento tardío se da en *Vaccinium consanguineum* (Ericaceae), la cual presenta hojas nuevas rojas. Evaluamos si las hojas son rojas como una estrategia anti-herbívoro o como un mecanismo para evitar la fotoinhibición. Si el color rojo es un mecanismo contra la herbivoría, esperamos que la herbivoría sea menor en hojas rojas que en verdes. Por otra parte, si dicho color es para minimizar la fotoinhibición, esperamos que la absorción de luz (tomada en este experimento como medida indirecta de fotosíntesis) sea menor en hojas rojas que en verdes.

Seleccionamos cinco individuos de *V. consanguineum* menores a 1 m de altura en el borde de un parche de vegetación con características lumínicas similares. En cada individuo seleccionamos un total de 40 hojas, 20 verdes y 20 rojas. Elegimos las hojas rojas más nuevas, y las verdes que se encontraban junto a ellas. A la mitad les medimos la cantidad de luz incidente y transmitida con un luxómetro (401025 Extech Instruments). Calculamos la cantidad de luz absorbida por cada hoja, como la diferencia entre la luz incidente y la transmitida. A estas mismas hojas, les medimos el grosor con un vernier digital (0.1 mm). A las 20 hojas restantes les medimos el área foliar perdida con una cuadrícula de 1 cm. A partir de estos datos obtuvimos el porcentaje de herbivoría por planta.

Realizamos un análisis de T pareada y de covarianza para comparar los porcentajes de herbivoría entre hojas rojas y verdes, utilizando como cofactor el tamaño y grosor de la hoja. También comparamos la absorción de luz entre hojas rojas y verdes, utilizando como cofactor el tamaño y grosor de la hoja. Finalmente, realizamos un análisis de varianza de una vía para evaluar las diferencias en el grosor de las hojas rojas y verdes.

Las hojas rojas tuvieron una tendencia a poseer un menor porcentaje de herbivoría que las verdes ( $6.5 \pm 1.4$  y  $11 \pm 1.7$ , respectivamente; T-pareada = 1.9, g.l. = 49,  $p = 0.06$ ). Al controlar por el tamaño y número de la hoja, este efecto disminuyó (ANCOVA cofactor= tamaño,  $F_{(1,97)} = 1.83$ ,  $p = 0.17$ ; cofactor= grosor,  $F_{(1,97)} = 2.19$ ,  $p = 0.14$ ). Por otra parte, la absorción de luz entre hojas rojas y verdes fue similar ( $F_{(1,97)} = 0.002$ ,  $p = 0.95$ ). Finalmente, el grosor de las hojas verdes fue mucho mayor que en las rojas ( $F_{(1,97)} = 129$ ,  $p < 0.005$ ).

El porcentaje de herbivoría presentó una tendencia a ser mayor en las hojas verdes que en las rojas. Por otra parte, la absorción de luz, fue similar en ambos tipos de hojas. No podemos confirmar si la coloración roja tiene un efecto para evitar la

fotoinhibición del sistema fotosintético, debido a las limitaciones de equipo de medición. Nuestros resultados sobre los niveles de herbivoría, sugieren una eventual defensa anti-herbívoro de las hojas rojas. Esto contrasta en parte con otros estudios donde se reportan tasas similares de herbivoría entre hojas jóvenes rojas (Coley, 1981, 1983, citado por Coley y Aide, 1989). Sin embargo, el mayor porcentaje de herbivoría observada en hojas maduras, pudo deberse a un efecto acumulativo de herbivoría en las hojas verdes, de mayor edad (Barone y Coley, 2002). Finalmente, proponemos que sería muy importante realizar más estudios de esta coloración roja en hojas nuevas, ya que de acuerdo a nuestros resultados podrían eventualmente tener una función de defensa en las plantas.

## Referencias

- Barone, J. and Coley, P. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. In: Guariguata, M. y Catan, G. (eds). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Editorial LUR, Cartago, Costa Rica. pp: 465- 492
- Coley, P. and Aide M. 1989, Red coloration of tropical young leaves: a posible antifungal defence?. *Journal of Tropical Ecology* 5:293-300
- Coley, P. 1981, Ecological and evolutionary responses of tropical trees to herbivory: A quantitative analysis of grazing damage, plant defences and growth rates. Dissertation, University of Chicago, Chicago Illinois.
- Coley, P. 1983, Herbivory and defensive characteristics of trees species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, Vol. 53 (2):209-234
- Kursar, T. and Coley, P. 1992. Delayed greening in tropical leaves: an anti-herbivore defence?. *Biotropica* 24:256-262

## Nota corta

### EPIFILISMO Y HERBIVORIA: FENOMENOS RELACIONADOS?

Jimena Puyana y Sandra P. Galeano

**Palabras clave:** aguacatillo, epifilismo, herbivoría.

El epifilismo es un fenómeno común en bosques de alta pluviosidad, viéndose beneficiado por los altos niveles de humedad que facilitan su establecimiento en las superficies foliares de las plantas (Coley & Kursar 1996). Sin embargo, a pesar de que se trata de un fenómeno común, las interacciones entre las epífilas y sus hojas hospederas no han sido bien estudiadas (Coley & Kursar 1996). Algunos autores sugieren que el epifilismo tiene efectos positivos sobre las plantas, al proteger contra herbívoros, al contener altas concentraciones de terpenoides, compuestos fenólicos y metabolitos secundarios que la hacen poco atractiva (Coley & Kursar 1996). Otros autores sugieren que tienen efectos negativos porque pueden limitar la acción fotosintética de la planta y crear condiciones apropiadas para el establecimiento de patógenos como hongos, bacterias y virus (Coley & Kursar 1996). Evaluamos si existe alguna relación entre la presencia de epífilas y el grado de herbivoría en hojas de una especie de aguacatillo (Lauraceae), en el bosque de Cuerici, para corroborar la hipótesis de beneficio en la relación epífila-planta.

Seleccionamos 13 plántulas entre los 80 y 120 cm de altura en cada una de las cuales recolectamos 4 hojas al azar para un total de 52 hojas. En otras plántulas, observamos la presencia de herbivoría y/o epífilas en 110 hojas jóvenes, con el objetivo de identificar el fenómeno que está ocurriendo primero en la planta (depredación o epífila). En el laboratorio, estimamos el área foliar, porcentaje de epifilismo y el porcentaje de herbivoría de las hojas de las 13 plántulas, utilizando cuadrículas de 1 cm<sup>2</sup>. Realizamos un análisis de correlación de Spearman, para evaluar si existe una asociación entre el porcentaje de epifilismo y el porcentaje de herbívora.

Adicionalmente, realizamos pruebas de Mann-Witney para evaluar la asociación en el grado de herbivoría en hojas con y sin epifilismo. Encontramos que el porcentaje de herbivoría en las hojas jóvenes del aguacatillo fue muy alto (63%) respecto al epifilismo (0.03%) y al de hojas intactas (33%). No encontramos asociación entre el porcentaje de epifilismo y el porcentaje de herbivoría en las hojas de plántulas del aguacatillo ( $r = -0.09$ ,  $p = 0.50$ ). Tampoco encontramos diferencias en el porcentaje de herbivoría entre hojas con epífilas y hojas sin epífilas ( $U = 291$ ,  $p = 0.66$ ).

Algunos autores proponen que la herbivoría en bosques tropicales se concentra principalmente en hojas jóvenes (Barone & Coley 2002). Nuestros resultados apoyan esta idea y proponen además que la herbivoría es un fenómeno previo al epifilismo en las hojas jóvenes de plantas de aguacatillo. Barone & Coley (2002) sugieren además que las epífilas repelen a los herbívoros. Contrario a esto, nuestros resultados sugieren que la epífila y la herbivoría parecen ser fenómenos independientes, por lo menos cuando la planta es joven, y que una vez iniciado el proceso de colonización de las epífilas, la herbivoría no se detiene. Una posible explicación para nuestros resultados, es que las epífilas presentes en estas plantas no son tan tóxicas o que en hojas jóvenes, el grado de epifilismo no es suficientemente alto para detener la acción de los herbívoros. El epifilismo y la herbivoría son posiblemente fenómenos excluyentes, si se tiene en cuenta que hojas con un alto porcentaje de herbivoría, no pueden tener un alto grado de epifilismo.

## Referencias

Barone, J. & D. Coley. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. 465 pp. En: Guariguata, M. & G. Kattan (eds). 2002. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Costa Rica. 691p.

Coley, P. & T. Krusar. 1996. Causes and consequences of epiphyll colonization. 337-362 pp. En: Mulkey, S., R. Chazdon & A. Smith. 1996 (eds). Tropical forest plant ecophysiology. Chapman & Hall. New York, USA. 675 p.



## ¿POR QUÉ LAS FLORES DE *Monochaetum vulcani* (MELASTOMATACEAE) PRESENTAN DOS TIPOS DE ANTERAS EN LA MISMA FLOR?

Francielle Paulina de Araujo y Dora Susanibar

**Resumen.** Estudiamos la función de los dos tipos de anteras (amarillas y rosas) presentes en las flores de *Monochaetum vulcani*. Las anteras amarillas tienen la función de atraer y alimentar abejas, mientras que las anteras rosas menos conspicuas para estos polinizadores, estarían estratégicamente localizados cerca del estigma para que los granos de polen se depositen en una posición del cuerpo del polinizador optima para facilitar la polinización.

**Palabras clave:** abejas, anteras poricidas, *Monochaetum vulcani*.

### Introducción

El polen sirve como un recurso primario para algunos visitantes florales. Es un recurso rico en nitrógeno, por tanto, relativamente caro para la planta pues contiene sustancias nutritivas críticas y los gametos masculinos. En consecuencia, existen varias adaptaciones para reducir la pérdida de polen. Las anteras poricidas, representan un mecanismo que limita esta pérdida, pues el polen solo puede salir de estas anteras por uno o mas poros en respuesta a vibraciones sónicas producidas por algunas especies de abejas (Obeso 2002).

La familia Melastomataceae tiene amplia distribución en las zonas tropicales y subtropicales, con cerca de 5.000 especies, pertenecientes a 166 géneros (Renner. *et al.* 2001 en Oliveira-Rebouças & Gimenes 2004). En general, las flores de Melastomataceae presentan anteras poricidas y, por este motivo, son visitadas principalmente por abejas capaces de vibrar las anteras, “buzz pollination” (Buchmann 1983 en Oliveira-Rebouças & Gimenes).

*Monochaetum vulcani*, presenta dos tipos de anteras poricidas en una misma flor, siendo diferenciadas por la coloración y posición en la misma. Suponemos que en estas flores podría existir una estrategia de separación del recurso floral donde las anteras amarillas estarían ofreciendo polen para el consumo de las abejas y las rosas estarían siendo utilizadas para la reproducción de las plantas.

Si este mecanismo ocurriese, esperaríamos que hubiera menor calidad y/o cantidad de polen en las anteras amarillas. Adicionalmente, la posición del estigma también tendría que coincidir con el sitio de deposición del polen de las anteras rosas en el cuerpo de las abejas. Para confirmar este hecho, las abejas que visitan las flores tendrían que estar a la busca de las anteras amarillas.

### Métodos

Realizamos el estudio en la estación biológica Cuerici, ubicado en las cercanías del Cerro de la Muerte, a 2800 msnm. Hicimos observaciones focales, por dos días en el periodo de la mañana (7:00 hasta la 11:00h) sobre grupos de visitantes florales de *Monochaetum Vulcani*. Observamos si las abejas colectaban los granos de polen y si estas contactaban el estigma de las flores.

Para confirmar el destino del polen de las anteras rosas, marcamos estas con polvo rosa fosforescente en las flores de cuatro individuos. Colectamos 12 abejas con redes entomológicas y posteriormente las observamos bajo estereoscopio a 100X para localizar la deposición del polen en su cuerpo.

Colectamos flores de diferentes individuos para cuantificar los granos de polen. Para observar la morfología de los mismos utilizamos botones que estaban en pre-antesis. Observamos en el campo la posición del estigma en 100 flores.

En el laboratorio observamos las anteras en estereoscopio para caracterizar las diferencias morfológicas. Quitamos las anteras de 10 flores y las separamos amarillas de rosas en tubos ependorf. Sometimos estos tubos a constantes vibraciones con un diapason para que los granos de polen se desprendieran de las anteras. Luego, completamos los ependorfs con una solución 0.8 g de Yodo hasta 1.5 ml. Posteriormente a esto, montamos 10 láminas con la solución antes descrita. Para cuantificar los granos elegimos 9 campos visuales por lámina. Hicimos un análisis estadístico: t- student para comparar si estas cantidades de polen diferían en los dos tipos de anteras. Utilizamos los botones en fase de pre-antesis para analizar la diferencia de granos de polen de las dos anteras. Estas fueron maceradas en una lámina y coloreadas por solución 0.8g de Yodo. Posteriormente observamos los granos de estas anteras en el microscopio compuesto (aumento: 100X, 400X).

## Resultados

La especie de abeja que visitaba las flores de *Monochaetum vulcani* fue *Bombus ephippiatus*. Esta especie tiene reina y obreras y presentaban una frecuencia de actividad matutina. Las obreras más pequeñas, eran más frecuentes, pero no siempre llegaban a contactarse con el estigma. Las reinas eran menos frecuentes y cuando visitaban las flores su cuerpo llegaba a contactarse con el estigma. Cuando llegaban a visitar y contactar las flores, todas las anteras eran vibradas. Las abejas visitaban muchas flores en intervalos cortos y no se observó el comportamiento de guardar polen.

El marcado de las anteras no ayudó a identificar la deposición del polen en el cuerpo de las abejas, pues cuando éstas fueron marcadas estaban húmedas por el rocío y el polvo quedo adherido a las anteras. Entretanto, las abejas que atrapamos presentaron polen depositado principalmente en el abdomen y escopa. Solamente en una de las abejas grandes encontramos un poco del polvo fosforescente utilizado como marca.

*Monochaetum vulcani* tiene ocho anteras, cuatro amarillas y cuatro rosas en forma de hoz. Cada antera tiene dos tecas y extensión prolongada por debajo de estas. Las amarillas están ubicadas opuestamente a las rosas y también al estigma. Las anteras rosas tienen una extensión que se prolonga de estas presentando un color amarillo y estas partes están ínter ligadas con las anteras amarillas. En todas las flores que observamos, la posición del estigma correspondía a la posición de las anteras rosas.

La cantidad de granos de polen en los dos tipos de anteras fue similar, (anteras amarillas MD= 88,1; SD= 49,93; anteras rosas MD = 100,8; SD= 68,7). Pero, al comparar los granos de los dos tipos de anteras encontramos algunas diferencias. Los granos de las anteras rosas presentaban el tamaño y forma más homogénea, mientras que los de las anteras amarillas eran más variables.

## Discusión

Las abejas que visitaban las flores de *Monochaetum vulcani* presentaron el comportamiento de vibrar todo el conjunto de anteras. Cuando las abejas grandes visitaban otras flores podían contactar el estigma de estas y posiblemente transferían sus granos de polen. De acuerdo con Peralta (2002) abejas de porte grande presentan mayor eficiencia en la colecta del polen resultando en una polinización mas eficiente de las flores. Por otra parte, abejas de pequeño porte que raramente contactan el estigma de las flores pueden ser considerados visitantes oportunistas o polinizadores casuales.

La arquitectura floral de *Monochaetum vulcani* sugiere que las anteras amarillas tienen la función de atraer y alimentar los polinizadores pues son mas conspicuas

contrastando con el color de los pétalos rosas. Las proyecciones amarillas posiblemente desempeñan función de atracción, ya que simulan anteras. La presencia de estas proyecciones incrementan notablemente las señales visuales hacia el polinizador. La ubicación de las anteras rosas en el mismo plano del estigma y el color inconspicuo en relación a los pétalos, están estratégicamente ubicados para depositar polen en las abejas en una región que corresponde al estigma. Por tanto, esta estrategia maximiza el número de polinizaciones y disminuye las pérdidas de polen.

Aunque no hayamos encontrado diferencias significativas en la cantidad de granos de polen entre los dos tipos de anteras, encontramos diferencias en el tamaño y morfología de los granos de polen. Sería ventajoso para la planta producir algunos granos de polen de menor calidad en las anteras amarillas pues, probablemente estos no están siendo utilizados para su reproducción. Pero también este sistema no tendría éxito si el polen de estas anteras no tuviera nutrientes suficiente para mantener este mutualismo entre planta y polinizador.

En resumen, esta especie presenta adaptaciones para maximizar la polinización y disminuir pérdidas de polen, manteniendo un balance entre los costos y beneficios adecuado para ambos componentes de esta interacción.

## Referencias

Obeso, J.R. 2002. The costs of reproduction in plants. *In* Tansley review no. 139. *New Phytologist* 155:321-348.

Oliveira-Rebouças, P. & Gimenes, M. 2004. Abelhas (Apoidea) Visitantes de Flores de *Comolia ovalifolia* DC Triana (Melastomataceae) em uma Área de Restinga na Bahia. *Neotropical Entomology* 33(3):325-320.

Peralta, P. 2002. Las especies del género *Tibouchina* (Melastomataceae) en Argentina. *Darwiniana* 40(1-4): 107-120. ‘

## DARLO TODO POR LA REPRODUCCIÓN: ASÍ SON LAS FLORES DE *LAMOIROXIA LANCEOLATA*

Karolina Fierro Calderón y Mariana Pueta

**Resumen.** Evaluamos si la producción de néctar en *L. lanceolata* está relacionado con el número de flores o grado de agrupación entre individuos. Encontramos que al aumentar el número de flores, aumenta la cantidad y calidad de néctar por flor. Este patrón puede ser explicado en términos de vitalidad de la planta, considerando que el número de flores puede ser un reflejo de esto. Por otra parte, individuos que se encuentran agrupados presentan un mayor número de calorías por flor. *L. lanceolata*, además de presentar inflorescencias de color rojo vistoso, ofrece una buena cantidad y calidad de néctar a sus polinizadores cuando tiene muchas flores o cuando los individuos se encuentran agrupados

**Palabras clave:** agregación de plantas, concentración de azúcares, volumen de néctar.

### Introducción

Los organismos cuentan con una cantidad limitada de energía disponible destinada a mantener procesos vitales como crecimiento, defensa y reproducción. En consecuencia debe existir una solución de compromiso entre dichas asignaciones. En plantas que son polinizadas por animales, la función reproductiva implica una inversión energética relacionada con la producción de flores y recompensas para asegurar la polinización. El néctar es una de las recompensas más importantes que puede ofrecer una flor; es un recurso costoso y las plantas tienen mecanismos que regulan su producción (McDade & Weeks 2004). La tasa de producción de néctar puede ser muy variable entre plantas y entre flores de una misma planta (Zimmerman 1988).

Evaluamos si el número de flores en los individuos de *Lamouroxia lanceolata* está relacionado con la producción de néctar por flor. Dado que los recursos son limitados, a medida que el individuo posee más flores debería asignar menos recurso a cada una de ellas. Esperábamos que a medida que aumentará el número de flores, el volumen y concentración de azúcares en el néctar disminuyera. También evaluamos si la producción de néctar por flor está relacionado con el grado de agrupación en *L. lanceolata*. Esperamos que individuos solitarios produzcan un mayor volumen y concentración de azúcares en el néctar en comparación con individuos agrupados ya una agrupación de plantas atrae más polinizadores y esto permitiría invertir menos en recompensas, asegurándose de igual forma muchas visitas.

### Métodos

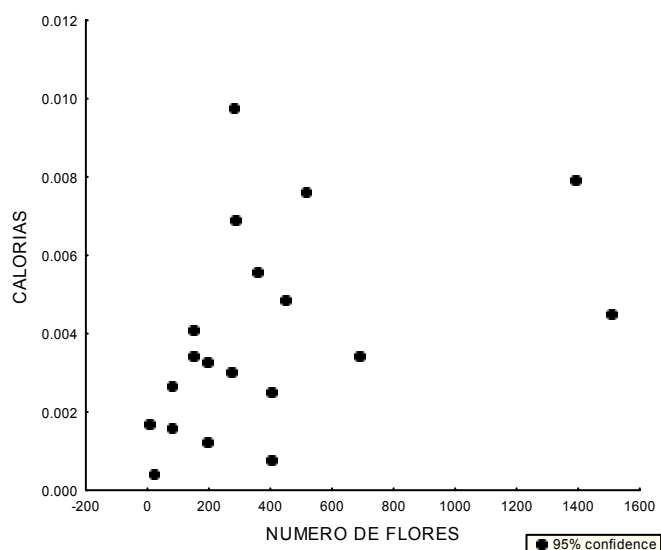
Trabajamos durante una tarde y una mañana en la Estación Biológica Cuericí, Talamanca, Costa Rica. Seleccionamos 20 individuos de *L. lanceolata*, de diferente tamaño y grado de agregación, algunos solitarios y otros agrupados. Cubrimos con bolsas plásticas perforadas, de 2 a 4 inflorescencias por individuo dependiendo del tamaño. Contamos el número de inflorescencias por flor y estimamos el número de flores por individuo. Al siguiente día en la mañana colectamos una flor de cada inflorescencia cubierta, medimos el largo de la corola, usando capilares de 5  $\mu$ l extrajimos el volumen de néctar y con un refractómetro determinamos la concentración de azúcares en néctar.

En el laboratorio calculamos la cantidad de calorías del néctar usando la Tabla de Conversión de Kearns y Inouye (1993). Realizamos pruebas de correlación de

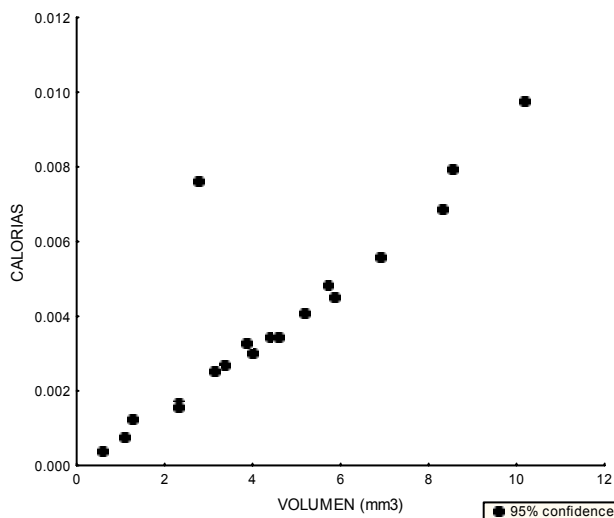
Pearson para las variables número de flores contra volumen de néctar, concentración de azúcares y número de calorías, igualmente para probar la asociación entre las tres últimas. Con pruebas de t, comparamos el promedio de volumen de néctar, concentración de azúcares y número de calorías entre individuos agrupados y solitarios, y evaluamos si este resultado tenía relación con el tamaño del individuo.

## Resultados

La producción de néctar por flor no se relacionó con el tamaño de la corola ( $r = 0.24$ ,  $p = 0.316$ ). Por otra parte, el volumen ( $r = 0.42$ ,  $p = 0.075$ ), la concentración de azúcar ( $r = 0.40$ ,  $p = 0.088$ ) y el número de calorías ( $r = 0.42$ ,  $p = 0.076$ ) por flor aumento con el número de flores por planta (Fig. 1). Encontramos que el volumen de néctar está asociado con la concentración de azúcares ( $r = 0.56$ ,  $p = 0.012$ ) y el número de calorías ( $r = 0.87$ ,  $p < 0.001$ , Fig. 2). En cuanto a la agregación de las plantas, las calorías del néctar de flores en individuos agrupados fue mayor que en individuos solitarios ( $t = 2.206$ ,  $p < 0.04$ . Agrupadas,  $X = 0.0049 \pm 0.0008$ ; Solitarias,  $X = 0.0025 \pm 0.0004$ )



**Fig. 1.** Relación entre el número de flores de *L. lanceolata* y las calorías de néctar por flor.



**Fig. 2.** Relación entre el volumen de néctar de *L. lanceolata* y las calorías de néctar por flor.

## Discusión

Encontramos que plantas con mayor número de flores presentan mayor volumen de néctar, concentración de azúcares y calorías por flor. Nuestros resultados no coinciden con lo que esperábamos y consideramos que el vigor de planta es una posible explicación para este patrón. La cantidad de flores puede ser un indicador del vigor, juventud de la planta o un sitio adecuado, por lo tanto, plantas jóvenes o saludables que habitan en sitios adecuados podrán invertir más energía en la producción de néctar, tanto en cantidad como en calidad.

Contrario a lo que esperábamos, los individuos agrupados produjeron néctar con una mayor cantidad de calorías. Una posibilidad es que la agrupación este relacionada con la calidad del lugar donde viven estas plantas. Un micro hábitat con condiciones adecuadas favorecería un mayor número de individuos y al mismo tiempo una mayor producción de néctar para cada individuo. Sin embargo no todas las plantas que encontramos con mayor número de flores estaban en el parche de agrupación. Cuando *L. lanceolata* se encuentra agrupada y ofrece una mejor recompensa a sus polinizadores, esta asegurando un mayor número de visitas y por lo tanto una mayor probabilidad de polinización.

En conclusión, *L. lanceolata*, además de presentar inflorescencias de color rojo vistoso, ofrece una buena cantidad y calidad de néctar a sus polinizadores cuando tiene muchas flores o cuando los individuos se encuentran agrupados. El valor adaptativo de esta inversión energética podría estar en la posibilidad de que un polinizador visite nuevamente sus flores.

## Referencias

McDade, L. A. & J. A. Weeks. 2004. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants I: Patterns of production and variability in 12 species. *Biotropica* 36 (2): 196-215.

Zimmerman, M. 1988. Nectar Production, Flowering Phenology, and Strategies for Pollination. Pp 157-178. En J. L. Doust & L. L. Doust (Eds.) *Plant reproductive ecology: Patterns and strategies*. Oxford University Press. New York.

## ESPECIALIZACIÓN DE LAS FUNCIONES SEXUALES DE *FUCSIA PANINCULATA*, UNA ESPECIE DISTILICA CON TENDENCIA AL DIOICISMO.

Adriana López y Mariana Munguía

**Resumen.** La distilia es un dimorfismo genético controlado por un conjunto de genes asociados por desequilibrio de ligamiento (supergene). Se caracteriza por la presencia de dos morfos florales que difieren en la posición de las anteras y el estigma en la flor. Este sistema reproductivo puede evolucionar a la dioecia mediante la especialización de las funciones sexuales en los morfos. Nosotras evaluamos la producción de flores, frutos y néctar como características importantes en la evolución de la especialización sexual en *Fucsia paniculata*. Encontramos que no hay una tendencia marcada en la producción de frutos por alguno de los dos morfos, sin embargo el hecho de que las plantas del morfo Pin estén asignado mas recursos a la producción de flores, nos indica una tendencia a la función femenina. Esto aunado a estigmas mas anchos y coloridos y poca producción de néctar nos sugiere que si hay una tendencia a la especialización sexual en esta especie.

**Palabras clave:** distilia, especialización sexual, evolución al dioicismo, *Fucsia paniculata*.

### Introducción.

La evolución de los sistemas reproductivos en plantas es uno de los procesos más complejos de la biología reproductiva. En este contexto la heterostilia es particularmente importante debido a su inestabilidad evolutiva. La heterostilia es un polimorfismo genético donde poblaciones de una sola especie están compuestas de dos (distilia) o tres (tristilia) morfos florales que difieren en la posición de los estigmas y las anteras en una flor. Las especies distilicas presentan individuos con estilos largos y estambres cortos, conocidas comúnmente como "Pin" e individuos con flores en donde el estigma se encuentra por debajo de las anteras (morfo "Thrum"). Este polimorfismo esta acompañado por un sistema de incompatibilidad esporofítico que previene la autopolinización y las cruza intramorfo (Barrett 2002). Además se reconocen una serie de "características auxiliares" de la heterostilia que refuerzan la reciprocidad entre morfos, algunas de estas son la diferencia en la cantidad, tamaño y ornamentación de los granos de polen así como la forma, tamaño, y color de los estigma (Lloyd y Webb 1992).

La heterostilia ha evolucionado de manera independiente en al menos 28 familias de angiospermas polinizadas por animales (Barrett et al. 2002) y se cree que puede ser un camino a la evolución del dioicismo, considerado el máximo grado de especialización sexual en las plantas. Esta transición evolutiva a partir de la distilia se ha documentado únicamente en tres familias de plantas: Boraginaceae, Menyanthaceae y Rubiaceae. Se cree que esta transición implica un aumento en la especialización sexual del morfo pin a la función femenina y del morfo thrum a la masculina. Lo más común es encontrar que especies distilicas evolucionen primero al ginodioicismo como una etapa intermedia de esta transición.

*Fucsia paniculata* es una especie distilica polinizada principalmente por colibríes, *Bombus* y avispas *Alictidae*. A partir de la observación que individuos pin y thrum de *Fucsia paniculata* mostraban una producción diferencial de flores y frutos, nosotras nos preguntamos, si estas diferencias podrían deberse a una especialización en las funciones sexual de los morfos. De esta manera esperamos que si las plantas del morfo thrum están especializándose en la producción de gametos masculinos, estas inviertan más en recompensas para atraer polinizadores. Por su parte las plantas pin deberían asignar mas recursos a la producción de flores frutos y semillas. Así mismo

esperamos que características morfológicas asociadas a la captación de polen estuvieran asociadas a estigmas del morfo especializado en la función femenina.

## Métodos.

Marcamos 24 individuos de *Fucsia punctata* a lo largo de un transecto en la reserva de Cuericí, ubicada en la Cordillera de Talamanca. De cada planta colectamos una inflorescencia y una inflorescencia con frutos. Identificamos el morfo, cuantificamos los frutos, las flores y los botones florales de cada una de las plantas. Con el fin de tener una aproximación del éxito reproductivo para cada uno de los morfos estimamos el total de frutos y flores producidos por cada planta en el momento. Con capilares de 5  $\mu$  midimos la producción de el néctar en 15 flores de cada morfo tomadas al azar de distintos individuos de cada morfos. Se midió la superficie estigmática de 11 flores pin y 11 thrum. Realizamos pruebas de U-Mann Whitney para comparar las medianas del número de frutos, número de flores, néctar y largo del estigma entre los dos morfos identificados.

## Resultados.

Encontramos que el tamaño de los estigmas fue mayor en las plantas pin ( $1.716 \pm 0.271$ ), comparado con las thrum ( $0.815 \pm 0.155$ ). La producción de néctar fue mayor en las thrum que en las pin respectivamente ( $4.49 \pm 1.028$  y  $1.59 \pm 0.657$ ). Así mismo no hubo diferencia en la producción de frutos entre los morfos pin y thrum ( $7,5414 \pm 6.784$  y  $3159 \pm 4,669.2$ ). Encontramos una tendencia de las plantas pin a producir más flores que las thrum ( $130.2 \pm 71.21$  y  $101.25 \pm 92.41$ ) (Tabla1).

**Tabla 1.** Comparación de medianas para los datos de diámetro del estigma, producción de néctar, frutos y flores en dos morfos florales de *Fucsia paninculata*.

	U	z	p	N pin	N thrum
<b>Estigma</b>	0.00	3.63	0.0000275	11	11
<b>Néctar</b>	0.00	-4.666	0.000003	15	15
<b>Frutos</b>	36	-158	0.11	10	12
<b>Flores</b>	32	-184	0.06	10	12

## Discusión.

No hay una tendencia claramente definida en la producción de frutos por alguno de los morfos florales de *Fucsia paninculata*. Es posible que esto se deba a que pin presenta una amplia variación en la cantidad de frutos por planta. Sin embargo las plantas de este morfo presentaron más flores, lo cual estaría reflejando una mayor asignación de recursos a la producción de flores y óvulos y probablemente a la producción de frutos. Las plantas thrum presentan mayor producción de néctar y se sabe que las plantas con funciones sexuales separadas pueden producir mayor recompensa para sus polinizadores. Estos sugiere una presión de selección a la función masculina por invertir en mayores recompensas para atraer polinizadores y dispersar su polen. En cambio el morfo femenino, se encarga de invertir en la producción de frutos y



semillas para asegurar la sobrevivencia de un mayor número de hijos. Dado que las plantas pin no están ofreciendo tanta recompensa a los polinizadores como las thrum, una estrategia para atraerlos sería engañarlos. Si estos no son capaces de distinguir entre morfos, un mayor número de flores en sus vecinos del morfo thrum podría implicar más visitas incrementando probabilidad de polinización y con esto mayor número frutos. Así mismo el colorido y la amplia superficie estigmática en las flores pin es una característica para capturar mas polen, lo cual apoya la idea que este morfo tiene un sesgo hacia la función femenina. Probablemente lo que se observa en *Fuchsia paninculata* es un paso intermedio hacia el ginodioicismo. Sin embargo para hacer una predicción mas precisa sobre la evolución de este sistema es necesario evaluar de manera mas detallada otros aspectos como la eficiencia de los polinizadores, el fruit-set y el seed-set, así como hacer estudios detallados de cruzas legítimas e ilegítimas para elucidar el sistema de incompatibilidad.

Un patrón inusual encontrado en la realización de este proyecto fue la aparición de flores pin y homostilicos en individuos predominantemente thrum. A la fecha un fenómeno como tal no se ha reportado en la literatura. Sin embargo la distilia puede revertirse a una condición homostilica producto de recombinación del supergene que controla el sistema (Barrett 1992). La homostilia se refiere a flores en donde la posición de las anteras y los estigmas se encuentran al mismo nivel. La hipótesis de recombinación predice que los individuos homostilicos pueden ser autocompatibles, aceptar polen de plantas thrum así como fertilizar individuos pin. No obstante el modelo genético predice que estos individuos no podrían fertilizar a plantas thrum y rechazarían el polen de pin. Todo esto dictado por presencia de haplotipos de incompatibilidad en los morfos florales sujetos a recombinación.

## Referencias

- Loyd y Webb CJ. 1992. The evolution of heterostyly. En: Barrett S. C. H. (ed.). Evolution and function of heterostyly. Springer-Verlag, Berlyn, Germany. 151-178 p.
- Barrett S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. Nature Reviews 3: 274-284
- Barrett S. C. H. 1992. The evolution and function of heterostyly Springer-Verlag, Berlyn, Germany. 151-178 p.

## **EFFECTOS DEL TAMAÑO Y AISLAMIENTO DE ARBUSTOS DE *SOLANUM* SP. SOBRE LA ESTRUCTURA POBLACIONAL DE UNA ESPECIE DE ESCARABAJO (FAMILIA EROTYLIDAE)**

Víctor Arroyo y Francisco Bascopé

**Resumen.** Analizamos el efecto del tamaño y aislamiento de parches de vegetación (*Solanum* sp.) sobre la estructura poblacional de una especie de escarabajo (Erotylidae). En 14 parches contamos el número de escarabajos adultos, pupas, larvas y exuvias. Realizamos una regresión múltiple para determinar el efecto del tamaño y aislamiento de los parches sobre la estructura poblacional de cada parche. Además relacionamos el número de exuvias con el número de adultos para analizar la migración entre parches. El aislamiento resultó ser la variable que mejor explicó las diferencias en estructura poblacional entre parches. Los parches menos aislados y de mayor tamaño presentaron mayor cantidad de escarabajos y mayor proporción de adultos. Las larvas y pupas se relacionaron negativamente con el aislamiento de los parches. Con una pendiente próxima a uno, el número de exuvias se relacionó positivamente con el número de adultos, sugiriendo que no hay migración frecuente entre parches. Los escarabajos son más sensibles al aislamiento que al tamaño de los parches, ya que a medida que aumenta la distancia entre parches disminuyen la probabilidad de ser colonizados.

**Palabras clave:** Aislamiento, Erotylidae, escarabajos, estructura poblacional.

### **Introducción.**

Dado que muchos recursos alimentarios están agrupados espacialmente, los organismos necesitan agregarse, dividiendo las poblaciones en pequeñas subpoblaciones que pueden llegar a comportarse como metapoblaciones. En estos casos, el tamaño y aislamiento de los parches de hábitat pueden determinar la riqueza, abundancia y estructura de las subpoblaciones (Fahrig 2003).

En muchas especies de escarabajos de la familia Erotylidae las larvas y los adultos se alimentan juntos en la misma planta, con la cual presentan mucha especificidad (Solís 2002). Por ello, las poblaciones de este grupo de escarabajos suelen estar divididas en subpoblaciones aisladas en parches de vegetación, las cuales pueden presentar variaciones en la proporción de individuos de los distintos estadios de desarrollo en función del tiempo de colonización (e.g., parches recientemente colonizados presentarán una mayor proporción de estadios juveniles vs. adultos). Nosotros observamos que algunos arbustos de *Solanum* sp. próximos a la Estación Biológica Cuericí, presentan mayor número de escarabajos que otros, e hipotetizamos que estos arbustos son parches de hábitat aislados donde el tamaño y aislamiento de los mismos pueden estar provocando cambios en la estructura de las subpoblaciones. Puesto que parches de tamaño y aislamiento distinto implican una probabilidad diferente de ser colonizados, nosotros predcimos que a medida que aumente el tamaño y disminuya el aislamiento de los parches, aumentará la probabilidad de ser colonizados, y por lo tanto, encontraremos un mayor número de escarabajos, y una mayor proporción de adultos vs. larvas y pupas.

### **Métodos.**

Realizamos este estudio en la Estación Biológica de Cuericí, cordillera de Talamanca, Costa Rica. Seleccionamos 14 parches de vegetación compuestos por *Solanum* sp. Los parches estuvieron formados por 1 a 4 arbustos. En cada parche estimamos el número de escarabajos (Familia Erotylidae) adultos, pupas, larvas y

exuvias (éstas últimas fijadas firmemente en el envés de las hojas) por periodos de 3 minutos en cada parche. Para describir la estructura de la población consideramos el número total de individuos (suma del número de adultos, larvas y pupas), así como el porcentaje de adultos, pupas y larvas. Además calculamos el aislamiento (distancia al parche ocupado por escarabajos más cercano) y tamaño del parche (i.e., área del dosel: calculado a partir del largo y ancho del parche). Para determinar el efecto del aislamiento y tamaño de los parches sobre la estructura poblacional realizamos una regresión múltiple forward stepwise para determinar cuál de las variables independientes (tamaño o aislamiento) están causando mayor efecto sobre el número de adultos, larvas y pupas. La relación entre el número de exuvias y número de adultos puede indicarnos si existe migración entre parches, ya que las exuvias están firmemente fijadas a las hojas y si encontramos un número mayor o menor de adultos que de exuvias podemos suponer que hubo inmigración o emigración, respectivamente, entre parches. Para ver esta relación utilizamos una regresión entre el número de exuvias y de adultos.

## Resultados.

Los parches mostraron diferencias tanto en el tamaño y aislamiento, así como en la estructura de las poblaciones de cada parche (i.e., desviación estándar elevada, Tabla 1). En general, los parches más aislados no presentaron escarabajos. El análisis de regresión múltiple por pasos fue significativo al analizar el número total de individuos, el porcentaje de adultos y el porcentaje de larvas (Tabla 2). En todos los casos el aislamiento de los parches resultó ser la variable que mejor explicó las diferencias en la estructura poblacional entre parches. Considerando todos los estadios de desarrollo, los parches menos aislados y de mayor tamaño presentaron mayor cantidad de escarabajos. Lo mismo sucedió con el porcentaje de adultos, sin embargo, las larvas y pupas se relacionaron negativamente con el aislamiento de los parches (significativo para larvas, Tabla 2). El número de exuvias se relacionó positiva y significativamente con el número de adultos ( $R^2 = 0.72$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 1), pero la pendiente no fue significativamente diferente de uno ( $t = 0.74$ ,  $gl = 12$ ,  $p = 0.47$ ) indicando que el aumento en el número de exuvias fue directamente proporcional al aumento de adultos.

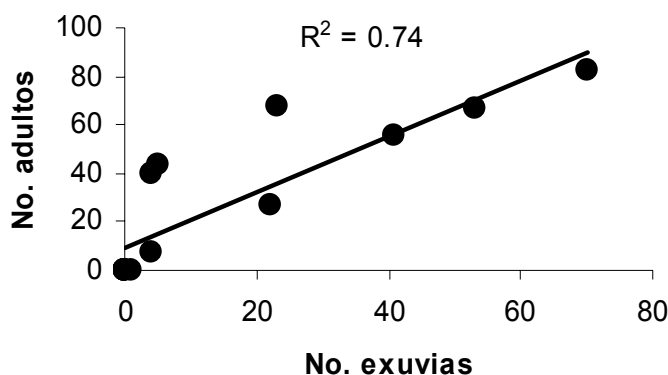
**Tabla 1.** Estructura de las subpoblaciones de los 14 parches. Se indican el tamaño y aislamiento (i.e., distancia al fragmento ocupado más cercano) de los parches, el # total de escarabajos en los diferentes estadios, el porcentaje de adultos, larvas y pupas, y el número de exuvias.

Parche	Estructura parches		Estructura subpoblaciones				No. exuvias
	Aislam (m)	Tamaño (m <sup>2</sup> )	Total	%Adultos	%Larvas	%Pupas	
1	120.0	1.3	0	0	0	0	0
2	3.2	4.2	52	7.7	90.4	1.9	4
3	2.2	19.2	110	66.4	10.9	20.0	53
4	2.2	9.6	67	82.1	4.5	6.0	70
5	1.2	18.5	32	43.8	9.4	43.8	5
6	1.2	0.5	5	40.0	20.0	40.0	4
7	2.2	32.4	117	26.5	18.8	53.9	22
8	6.0	12.1	127	55.9	18.9	25.2	41
9	12.6	68.7	111	67.6	10.8	19.8	23
10	99.6	6.8	0	0	0	0	1
11	88.6	3.1	0	0	0	0	0
12	37.6	18.5	0	0	0	0	0
13	43.9	6.3	0	0	0	0	0
14	122.2	9.6	0	0	0	0	0
Promedio	38.8	15.1	44.4	27.9	13.2	15.0	15.9
SD	47.8	17.7	51.8	30.7	23.6	19.1	23.1

**Tabla 2.** Resultados del análisis de regresión múltiple. Se indican el coeficiente de determinación, y los valores Beta de las variables independientes.

Variable	R <sup>2</sup>	Aislamiento	Tamaño
No. total individuos	- 0.51 **	- 0.50 **	0.42 *
% Adultos	0.55 **	- 0.62 **	0.24 n.s.
% Larvas	0.20 n.s.	- 0.45 n.s.	---
% Pupas	0.40 **	- 0.63 **	---

0.05 ≥ p < 0.1; \*\*p < 0.05; n.s. p > 0.1; ---: Variable independiente no incluida por el modelo múltiple



**Fig. 1.** Regresión entre el número de exuvias y de adultos presentes en cada parche.

### Discusión.

En conjunto, los resultados sugieren que estos escarabajos son especialmente sensibles al aislamiento de los parches de *Solanum* sp. que utilizan para alimentarse y reproducirse. Puesto que el número de adultos no fue mayor que el de exuvias (i.e., la pendiente de la regresión no fue diferente de uno), no podemos hipotetizar que actualmente esté existiendo una migración significativa entre parches. Aunque en el grupo de los escarabajos es común la existencia de órganos sensoriales muy finos para dirigir su vuelo (e.g., escarabajos coprófagos) (Solís 2002), el aislamiento de los parches de *Solanum* sp. reduciría la probabilidad de ser detectados por los escarabajos. Por esta razón, encontramos una menor abundancia de escarabajos en parches más aislados, con una menor proporción de escarabajos adultos. En contra de lo esperado, el porcentaje de pupas y larvas se relacionó negativamente con el aislamiento de los parches. Esto nos sugiere que los parches más lejanos de otros parches ocupados tienen poca probabilidad de ser colonizados, y por ello en ellos no encontramos escarabajos. El tamaño del parche determinó en menor medida la estructura de las poblaciones de escarabajos. Aunque, en general, los parches más grandes presentaron un mayor número de escarabajos, y una mayor proporción de adultos, el modelo no encontró una relación lineal significativa con el porcentaje de larvas y pupas. Puesto que los parches de mayor tamaño tienen mayor probabilidad de ser colonizados, estos pudieron ser colonizados hace más tiempo y por mayor cantidad de individuos, y por ello, hoy encontramos una mayor proporción de adultos en los parches más grandes. Por la misma razón, esperábamos encontrar una menor proporción de larvas y pupas en los parches de mayor tamaño, y sin embargo, no encontramos esta relación. Quizás el pequeño tamaño muestral esté reduciendo el efecto del tamaño sobre el porcentaje de larvas y pupas, ya que en general esta variable explicó en menor medida la estructura de las poblaciones.

**Referencias.**

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. R. Ecol. E. Syst.* 34: 487-515.

Solís, A. 2002. *Escarabajos de Costa Rica. Beetles.* INBio, San José, Costa Rica; 132.

## **EFFECTO DE LA VELOCIDAD DE CORRIENTE SOBRE LA ABUNDANCIA DE GAMMARIDAE Y DUGESIIDAE EN UN ARROYO MODIFICADO PARA CRIADERO DE TRUCHAS**

Susana E. Chamorro y Romina E. Principe

**Resumen.** La velocidad de corriente es una de las variables más importantes que determina la distribución y la abundancia de los macroinvertebrados acuáticos. Pretendemos evaluar el efecto de los cambios en la velocidad de corriente sobre la abundancia de Gammaridae y DugesIIDae asociados a la vegetación acuática. Esperamos que frente a un incremento en la velocidad de corriente disminuya la abundancia de estos organismos, ya que no presentan adaptaciones especializadas para evitar el arrastre. En sitios de velocidad de corriente alta y baja se aumentó artificialmente la velocidad de corriente. Se midió la abundancia de los macroinvertebrados antes y después de la modificación y en un sitio control. El aumento inducido en la velocidad de corriente sólo influyó en sitios de corriente rápida sobre la abundancia de Gammaridae. La presencia de macrófitas en el arroyo serían refugios eficaces para estos organismos, ya que las densas raíces actúan como soporte, minimizando su arrastre.

**Palabras Clave:** DugesIIDae, Gammaridae, macroinvertebros acuáticos, velocidad de corriente

### **Introducción**

Varios factores hidráulicos determinan el patrón de distribución de los macroinvertebrados en arroyos (Statzner & Higler 1986), siendo la velocidad de corriente una de las variables más importantes. Numerosos trabajos han reportado la influencia de la velocidad de corriente sobre la formación de diferentes parches de hábitat, los cuáles están asociados a ensambles de macroinvertebrados característicos (Townsend 1989, Allan 1995). Se ha comprobado que modificaciones en la velocidad de corriente producen cambios en los ensambles de organismos asociados, tanto en la composición de especies del ensamble como en la abundancia de cada una de las poblaciones (Tickner et al. 2000).

Los organismos de ambientes lóticos deben resistir la fuerza de arrastre producida por la velocidad de corriente. Para ello, han desarrollado adaptaciones morfológicas o comportamentales que les permiten evitar ser desplazados río abajo. Gammaridae y DugesIIDae son familias de macroinvertebrados asociados principalmente a cuerpos de agua lénticos o lóticos con abundante vegetación acuática. Los gamáridos y las planarias de agua dulce no poseen adaptaciones morfológicas para evitar el arrastre, y en ríos y arroyos se los encuentra asociados a la vegetación acuática, ya que ésta minimiza su arrastre por la corriente (Malmqvist 2002). Sin embargo, un aumento en la velocidad de corriente, hace que estos organismos sean arrastrados aguas abajo a pesar de la presencia de macrófitas, ya que no cuentan con estructuras especializadas para aferrarse a la vegetación. Con este trabajo pretendemos evaluar el efecto de los cambios en la velocidad de corriente sobre la abundancia de estos macroinvertebrados asociados a la vegetación acuática. Esperamos que frente a un incremento en la velocidad de corriente disminuya la abundancia de estos organismos, principalmente en sitios con mayor velocidad de corriente.

## Métodos

Realizamos este estudio en un arroyo modificado para criadero de truchas dentro de la Estación Biológica Cuericí, ubicada en la cordillera de Salamanca en Costa Rica.

El ancho del canal del arroyo bajo estudio fue de 50 cm. La vegetación acuática predominante fue una planta emergente de la familia Brassicaceae, que formaba densas matas que en algunos tramos cubrían todo el canal. En el arroyo se consideraron dos sitios diferentes: uno de velocidad de corriente alta y otro de velocidad baja.

Dentro de cada sitio escogimos tres tramos (repeticiones). En cada tramo modificamos la velocidad de corriente en una orilla (tratamiento), utilizando tubos plásticos en los sitios de velocidad de corriente alta, y tablas en los sitios de velocidad baja. Las modificaciones en cada tramo se realizaron en forma alterna en cada orilla. El tratamiento fue aplicado por 7 horas. En cada tramo medimos dos veces la velocidad de corriente, antes y después del tratamiento. Colectamos en bolsas plásticas dos muestras de raíces de Brassicaceae por tramo, una a cada orilla (control y tratamiento).

En el laboratorio analizamos las muestras, determinando abundancia de Gammaridae y Dugesiidae. Utilizamos ANOVA de medidas repetidas para detectar diferencias entre controles y tratamientos. También hicimos una correlación entre la velocidad de corriente y la abundancia de los macroinvertebrados.

## Resultados

La abundancia de Dugesiidae y Gammaridae no fue significativamente diferente antes y después de la modificación inducida en la velocidad de corriente. Tampoco registramos diferencias con respecto al control tanto en los sitios de velocidad de corriente alta (Fig. 1) como baja (Fig. 2). Los resultados muestran variaciones temporales en la abundancia de estos organismos, ya que se observaron cambios en la situación control, cuando no se modificó la velocidad de corriente (Fig. 1 y 2).

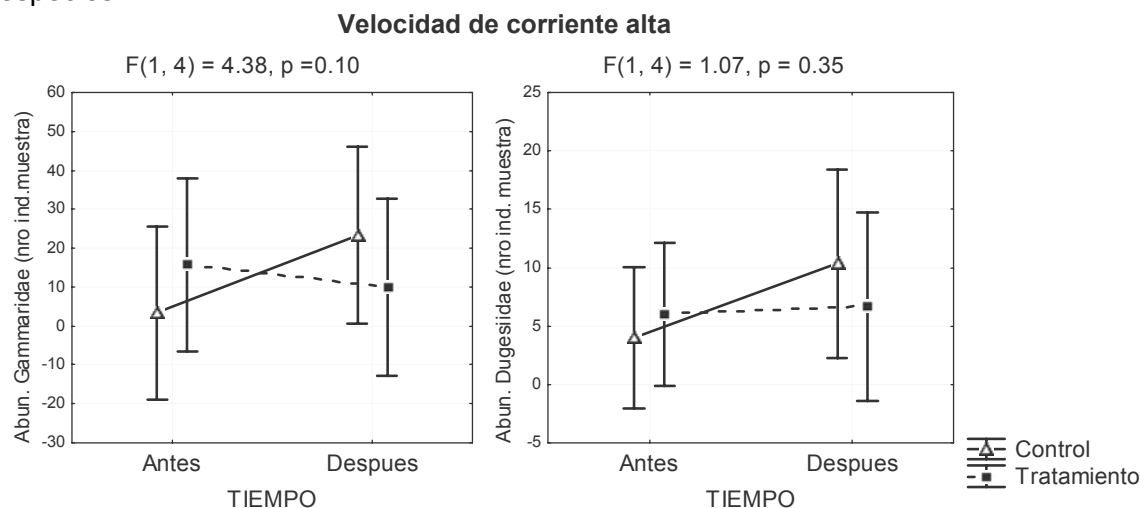
Registramos una tendencia a una disminución de la abundancia de Gammaridae en los sitios de velocidad de corriente alta en los que se indujo la modificación del canal. Observamos que en la situación control se produjo un leve incremento en la abundancia de Gammaridae mientras que el aumento de la velocidad de corriente provocó una disminución en la abundancia. Si bien esto no fue significativo, está indicando que la modificación aplicada produjo un efecto opuesto a la variación natural de sistema. La correlación entre la velocidad de corriente y la abundancia de los invertebrados no fue significativa (Gammaridae:  $r = 0.04$ ,  $p = 0.81$ ; Dugesiidae:  $r = 0.29$ ,  $p = 0.16$ ).

## Discusión

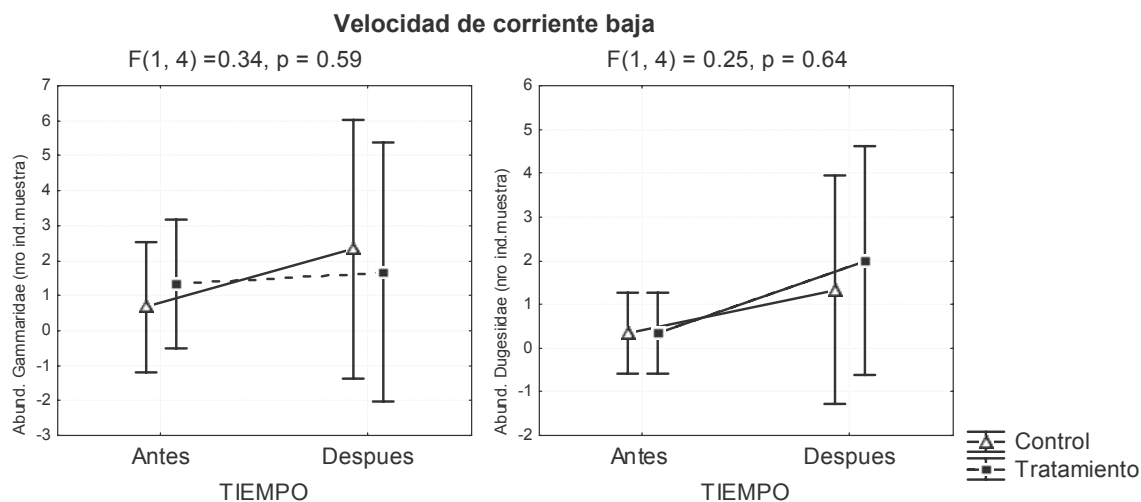
Aunque no detectamos una asociación entre la velocidad de corriente y la abundancia de los macroinvertebrados, el aumento inducido en la velocidad de corriente nos permitió detectar ciertos cambios en la abundancia de Gammaridae. Observamos una disminución de la abundancia en Gammaridae en el sitio de velocidad de corriente alta, lo que concuerda con nuestras predicciones. Este patrón nos indica que un aumento en esta variable tal vez actúe de manera opuesta a la variación natural en el sistema. Esta disminución fue detectada a pesar de que el número de repeticiones no fue muy elevado, por lo que se puede considerar una tendencia válida. Probablemente, con un mayor número de repeticiones se podría detectar una disminución más marcada en la abundancia de este crustáceo. Es importante destacar que esta tendencia no hubiera sido detectada si no se hubieran incluido en el experimento los controles temporales, los cuales nos permitieron conocer cual fue la variación natural en el sistema.

Los invertebrados acuáticos pueden responder a mínimos cambios en las variables hidráulicas, principalmente a cambios en la velocidad de corriente (Statzner & Higler 1986). Cuando aumenta la velocidad, aquellos organismos que no poseen adaptaciones especializadas para el anclaje son desplazados río abajo. Cuando la velocidad disminuye, los organismos con altos requerimientos de oxígeno se desplazan hacia otros parches (Townsend 1989). En este caso, la presencia de macrófitas en el arroyo representarían refugios eficaces, ya que las densas raíces actuaron como soporte, evitando así su arrastre (Malmqvist 2002).

Es importante considerar que el tiempo de aplicación de los tratamientos quizás no fue suficiente como para determinar cambios notorios en las abundancias de Gammaridae y Dugesidae. Además, la modificación inducida en la velocidad de corriente quizás no logró sobrepasar el umbral de velocidad en el que viven estas especies.



**Fig. 1.** Variación en la abundancia de Gammaridae y Dugesidae antes y después de la modificación de la velocidad de corriente y con respecto al control en el sitio de velocidad de corriente alta.



**Fig. 2.** Variación en la abundancia de Gammaridae y Dugesidae antes y después de la modificación de la velocidad de corriente y con respecto al control en el sitio de velocidad de corriente baja.



## Referencias

Allan, D. J. 1995. Stream Ecology. Structure and function of running waters. Chapman & Hall. London.

Malmqvist, B. 2002. Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biology* 47: 679–694.

Statzner, B. & B. Higler. 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology* 16: 127-139.

Tickner, D., P. D. Armitage, M. A. Bickerton & K A. Hall. 2000. Assessing stream quality using information on mesohabitat distribution and character. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 10 (3): 170-196.

Townsend, C.R. 1989. The patch dynamics concepts of stream community ecology. *Journal of North American Benthological Society* 8(1): 36-50.

## TAN LEJOS, TAN CERCA: DISPERSIÓN DE VOCALIZACIONES EN ALGUNAS ESPECIES DE AVES (ORDEN: PASSERIFORMES)

Oscar Laverde y Sebastián Tello

**Resumen.** Los procesos de propagación de las vocalizaciones de las aves han sido estudiados con base en algunas características del sonido, como la atenuación de las frecuencias. Sin embargo, poco se conoce acerca de la atenuación relacionada con la información contenida en los diferentes tipos de vocalizaciones. En este estudio evaluamos la propagación en dos tipos de vocalizaciones (cantos vs. reclamos), los cuales consideramos contienen diferente información relacionada con la ubicación y distancia de los posibles receptores. Los cantos y los reclamos presentaron atenuaciones similares. Sin embargo, observamos algunas tendencias explicadas con base en la atenuación por frecuencias: las frecuencias altas se diluyen más rápido que las frecuencias bajas. Por último, consideramos las implicaciones de las variables no medidas.

**Palabras clave:** Sonogramas, Thamnophilidae, Trogloditidae, Vocalización de aves.

### Introducción

Los cantos de las aves han evolucionado para la comunicación intra e interespecífica, encontrando especies con repertorios muy extensos, como en el caso de la familia Trogloditidae, donde algunas especies pueden tener más de 100 vocalizaciones (Kroodsma & Miller 1982). Dentro de estas vocalizaciones hay diferencias en cuanto a la estructura, composición y forma de las unidades básicas o notas (Kroodsma & Miller 1982). Además, se ha propuesto que algunas características estructurales de las vocalizaciones, como las frecuencias, han evolucionado en respuesta a la presión de selección que impone el ambiente sobre la propagación del sonido en el espacio (Morton 1975).

Muchas especies de aves cantoras (Orden Passeriformes) tienen vocalizaciones asociadas a diferentes contextos; esto sugiere que cada vocalización puede contener información diferente. Dependiendo del tipo de información que contenga la vocalización, esta tendrá un receptor o receptores particulares. Por ejemplo, una vocalización de territorialidad o *canto* deberá propagarse más en el espacio, con respecto a una vocalización o *reclamo* de cohesión entre un grupo, donde el receptor de esa información estaría más cerca. Nuestro objetivo fue determinar si en un bosque de robles la propagación de las vocalizaciones depende de la información que contienen. Si los cantos contienen información destinada a receptores que se encuentra a mayor distancia, estos deberían propagarse mejor; es decir, tendrán características como frecuencias bajas y máximas frecuencias menores. Lo contrario ocurrirá con los reclamos, si esta información destinada a receptores que se encuentran más cerca; estos tendrán características como frecuencias más altas o máximas frecuencias mayores.

### Métodos

Realizamos este estudio en la estación Biológica Cuericí, ubicada en la Cordillera de Talamanca a 2900 msnm. Esta región es dominada por bosques montanos altos de robles (*Quercus copeyensis* y *Q. costaricensis*).

Basándonos en las diferencias con respecto a la información contenida en un canto y un reclamo, escogimos cantos de territorialidad y reclamos de alarma cinco especies de Passeriformes donde tuviéramos grabaciones disponibles. Las especies seleccionadas son habitantes del sotobosque, pues la degradación de las vocalizaciones varía con relación al estrato dentro del bosque, y esta degradación dependiente de la altura ha sido

propuesta como una presión de selección importante sobre las características de las vocalizaciones (Nemeth et. al. 2001). Escogimos dos especies de la familia Trogloditidae: *Henicorhina leucophrys* y *Thryothorus superciliaris* y tres de la familia Thamnophilidae: *Cercomacra fuscicauda*, *Myrmeciza melanoceps* y *M. immaculada*. Esto con el fin de tener representados los dos grandes grupos del orden: Oscines y Suboscines, que difieren en el aprendizaje de las vocalizaciones (Kroodsma & Millar 1982).

Cada vocalización fue reproducida con una grabadora marca SONY ubicada a un metro sobre el suelo. Las vocalizaciones fueron grabadas en cinta magnética con una grabadora Marantz PMD 222 y una parábola con micrófono omnidireccional a 1, 5, 10, 15, 20 y 25 m de la fuente ubicando la parábola en dirección lineal a la fuente de sonido. Estas fueron digitalizadas y analizadas con el programa RAVEN 1.1. Construimos sonogramas para cada vocalización y medimos la frecuencia más alta (FMA); frecuencia más baja (FMB); el delta de la frecuencia que es la diferencia entre la frecuencia más alta y más baja (DF) y la máxima frecuencia es definida como la frecuencia donde se ubica la mayor intensidad del canto (MF). La máxima amplitud la estandarizamos pues quisimos eliminar este factor en el experimento.

Para comparar el comportamiento de las dos vocalizaciones con respecto a la distancia usamos un ANOVA con dos factores (distancia y tipo de vocalización) teniendo en cuenta la interacción como indicador de un efecto diferencial de la distancia sobre los dos tipos de vocalizaciones.

## Resultados

No encontramos diferencias entre cantos y reclamos (vocalización, Tabla 1), ni un efecto diferente en la propagación por efecto de la distancia (interacción, Tabla 1). Los cantos y reclamos tuvieron un comportamiento similar de atenuación de frecuencias con respecto a la distancia (Fig. 1). La frecuencia más alta y el delta de frecuencia disminuyen a medida que aumenta la distancia de la fuente ( $p < 0.05$ , Fig. 1). Por otro lado, la máxima frecuencia disminuye más rápido en los reclamos que en los cantos. Por último, la frecuencia más baja es la que menos sufre modificaciones con relación a la distancia.

## Discusión

Las características de los cantos y reclamos no fueron diferentes y la propagación de estos tampoco. La selección de los cantos estuvo determinada por la disponibilidad de las grabaciones, haciendo que en algunos casos las características de frecuencias fueran similares. Posiblemente, el proceso de selección de las grabaciones para el ensayo no reflejó realmente la información contenida en estos. Para este tipo de ensayo cada grabación utilizada debe ir acompañada de observaciones comportamentales del individuo que emite la vocalización, con el fin de entender el contexto y tener una mejor aproximación a la información que contiene la señal teniendo una medida más real de la distancia del posible receptor o público a quien va dirigida esta información (Nemeth et al. 2001).

A pesar de no encontrar diferencias entre cantos y reclamos con relación a la distancia, encontramos algunas tendencias relacionadas con las propiedades de propagación del sonido. Las FMA, FMB y el DF se comportaron de manera similar en los dos tipos de vocalizaciones. Sin embargo, las FMA son las que se diluyen primero, debido a que la energía presente en ondas de alta frecuencia se pierde más rápido al chocar frecuentemente con los obstáculos impuestos por la vegetación (Morton 1975, Fig. 1). Este patrón de atenuación en las frecuencias altas ha sido sugerido como importante en el proceso de detección y ubicación del emisor lo cual pueden compartir los cantos y algunos reclamos (Nemeth et al. 2001, Wiley 1991). Las FMB, debido a su mayor longitud de onda y contenido de energía, son las que más se propagan en el espacio (Morton 1975, Fig 1).

Además de la atenuación por frecuencias, existen otras variables importantes relacionadas con la propagación de las vocalizaciones, que no fueron tenidas en cuenta como: reverberación y la influencia del ruido ambiente. La reverberación, entendida como la distorsión generada por la reflexión de las ondas con diferentes sustratos (e.g. hojas, tierra), ha sido considerada como un factor relevante que degrada las vocalizaciones en hábitats boscosos y teniendo en cuenta la cercanía del suelo a la cual ubicamos el emisor esta pudo haber jugado un papel importante (Nemeth et al. 2001). La influencia del ruido del ambiente difiere entre hábitats, ya que factores como el viento u otros organismos aumentan los niveles de ruido y las especies responderán de manera diferente variando alguna de las características para propagar mejor sus vocalizaciones (Ryan & Brenowitz 1985). No contamos con medidas de ruido para cada uno de los hábitats originales donde residen las especies utilizadas.

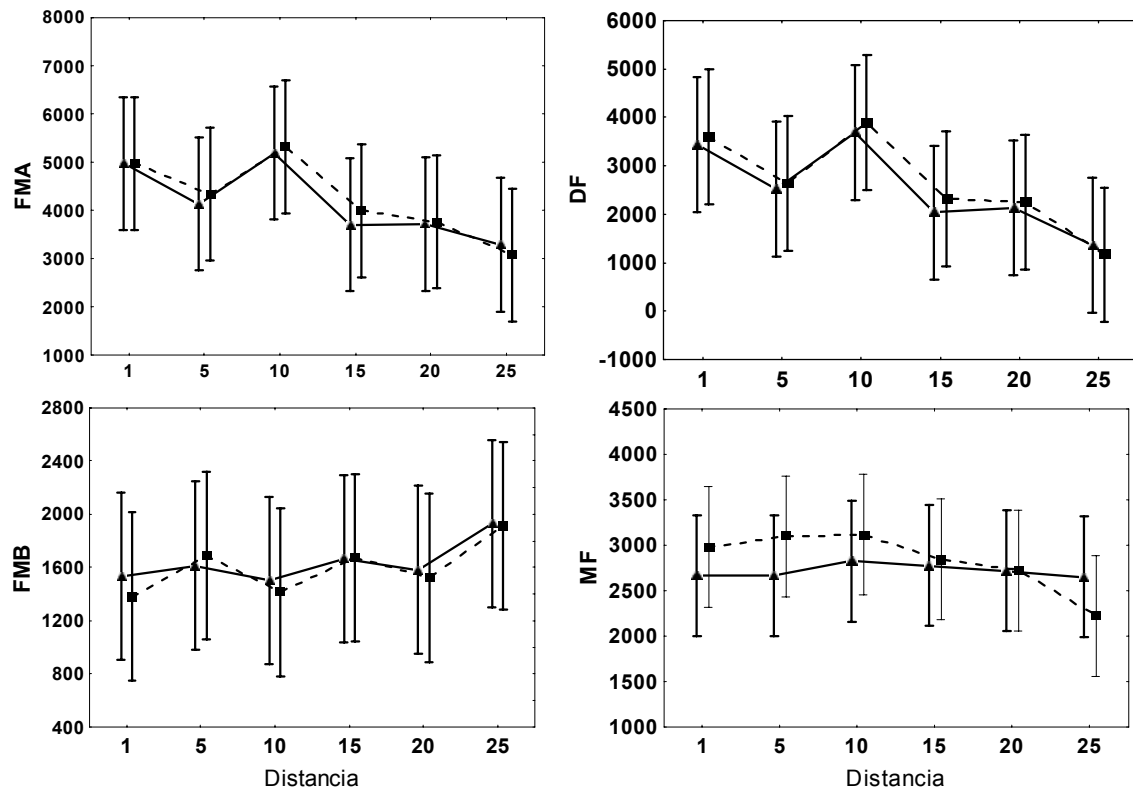
El análisis se realizó de manera general utilizando las vocalizaciones completas; sin embargo, algunas de las especies analizadas (e.g. cantos de *H. leucophrys* y *T. superciliaris*) tienen vocalizaciones complejas pues son la combinación de mas unidades básicas o notas. Las unidades básicas que componen estas vocalizaciones varían considerablemente en las frecuencias y amplitudes (obs. per.). El análisis detallado de estas unidades básicas que componen tanto cantos como reclamos, puede dar información mas detallada sobre las características particulares de cada vocalización.

## Referencias

- Kroodsmma, D. E. & E. H. Millar. 1982. Acoustic communication in birds. New York Academic Press.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. American Naturalist 109: 17-34.
- Nemeth, E., H. Winler & T. Dabelsteen. 2001. Differential degradation of antbird songs in a neotropical rainforest: Adaptation to perch height?. Journal of Acoustic Society of America 110: 3263-3274.
- Ryan, M. J. & E. A. Brenowitz. 1985. The role of body size, phylogeny and ambient noise in the evolution of bird songs. American Naturalist 126: 87-100.
- Wiley, R. H. 1991. Association of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. American Naturalist 138: 973-993.

**Tabla 1.** Valores de F para evaluar la propagación de cada vocalización con respecto a la distancia (dado por la interacción), entre vocalizaciones y comportamiento de propagación combinando las dos vocalizaciones. Frecuencia mas baja (FMB), frecuencia mas alta (FMA), delta de frecuencias (DF) y maxima frecuencia (MF). \* p<0.05.

	<b>Interacción. Vocalización x distancia</b>	<b>Vocalización</b>	<b>Distancia</b>
<b>FMB</b>	0.03	0.05	0.61
<b>FMA</b>	0.003	0.03	<b>2.62 *</b>
<b>DF</b>	0.02	0.08	<b>3.67 *</b>
<b>MF</b>	0.44	0.34	0.62



**Fig 1.** Propagación del canto con relación a la distancia, para cuatro variables. Frecuencia más baja (FMB), frecuencia más alta (FMA), delta de frecuencia (DF) y máxima frecuencia (MA). Reclamo — Canto - - -

# LA SELVA



## PUENTES NATURALES COMO FACILITADORES DEL DESPLAZAMIENTO PARA *ATTA CEPHALOTES*.

Oscar Laverde, Karolina Fierro Calderón, Francisco Bascopé, Adriana López, Alejandro Farji-Brener y Gilbert Barrantes.

**Editor:** Dora Suzanibar

**Resumen.** Evaluamos si el uso de los puentes naturales, al facilitar el desplazamiento de las hormigas afecta los patrones de búsqueda en *Atta cephalotes*. Encontramos que la presencia de los puentes el desplazamiento de las hormigas, pero no direcciona la búsqueda de recursos. La utilización de estos puentes naturales puede realizarse luego del descubrimiento de los recursos para facilitar el transporte de hojas regreso al nido.

**Palabras clave:** *Atta cephalotes*, descubrimiento de recursos, desplazamiento, puentes naturales.

### Introducción

La teoría de forrajeo óptimo plantea que los organismos deben forrajear buscando maximizar su ganancia neta de energía, la cual es la diferencia entre el valor energético intrínseco del recurso y los costos de su obtención (Ricklefs 1990). Por otro lado, para los animales que forrajean desde un punto fijo, la distancia es un costo importante para minimizar, debido a la pérdida de tiempo y energía (Hölldobler & Wilson 1990). Por ejemplo, Las hormigas *Atta* poseen nidos centrales, con senderos por donde van a plantas que utilizan como materia prima para la obtención de su alimento. Estos senderos poseen elevado costo debido al mantenimiento que (limpieza) y puentes (e.g. ramas y troncos, entre otros) son aprovechados como parte de su recorrido.

La presencia de puentes naturales estarían minimizando el los costos de traslado y mantenimiento. El traslado se disminuye pues la superficie es menos rugosa para la hormiga, facilitando el costo del desplazamiento. El mantenimiento de los puentes es más fácil debido a su ubicación por encima del suelo, donde no se acumulan muchas hojas caídas. Este uso de los puentes naturales, podría tener un efecto indirecto sobre los patrones de búsqueda si las hormigas prefieren explotar por puentes naturales, los cuales estarían direccionando la búsqueda, influyendo en la elección de las plantas usadas como recurso. Evaluamos si los puentes naturales facilitan el desplazamiento e influyen sobre el descubrimiento de los recursos en la hormiga *Atta cephalotes*. Si esto sucede, esperamos que una hormiga invierta menos tiempo cuando se desplaza usando los puentes naturales, comparado con el desplazamiento en senderos sobre suelo. También, que la dirección de los senderos cambie ante por la presencia de puentes naturales.

### Métodos

Escogimos cinco colonias de *Atta cephalotes* en dos de los senderos de la Estación Biológica La Selva. En cada colonia para determinar la frecuencia en el uso de los puentes naturales (en general ramas y raíces), medimos la longitud de tres senderos de forrajeo (15 senderos en total), diferenciando la parte del sendero sobre el suelo y sobre puentes naturales. Adicionalmente, tuvimos en cuenta el ángulo de desviación de los puentes naturales con respecto a la dirección del sendero sobre el suelo, como un indicador de la influencia de los puentes naturales sobre la dirección y diseño de los senderos. En 10 obreras cargadas de cada colonia, medimos el tiempo que demoraba en recorrer 20 cm de sendero sobre suelo y sobre el puente natural.

Diseñamos un experimento para evaluar el papel de los puentes en el descubrimiento de recursos. Seleccionamos puntos en la parte inicial y media de cada

sendero, donde colocamos ramitas perpendiculares al sendero sin atravesarlo, depositando sobre la rama y a 20 cm cebo de hojuelas de cereal. Simultáneamente, colocamos cebo perpendicularmente a 20 cm en el otro lado del camino. Registramos a cual tratamiento (con puente vs. Sin puente) llegaba la primera hormiga al cebo.

## Resultados

Del total de senderos evaluados, el 80% presentó puentes naturales (12/15). Estos senderos tuvieron en promedio total  $21.5 \pm 2.4$  m de largo, en promedio  $6.3 \pm 1.3$  m de recorrido eran puentes naturales (30 % del promedio de la longitud de cada sendero). El ángulo de variación determinado por la presencia de puentes tuvo un promedio significativamente diferente de  $0^\circ$  ( $38^\circ \pm 4^\circ$ ,  $t = 9.8$ ,  $p = 0.001$ ).

La búsqueda de recursos por parte de las hormigas no se ve favorecido por la presencia ramas que actuarían como puentes naturales en su camino (Tabla 1). Sin embargo, en la mañana encontramos una tendencia a utilizar los puentes para buscar recursos mas que por la tarde (Tabla 1).

Las hormigas se demoraron en promedio  $8.2 \pm 0.3$  seg/puente y  $12.08 \pm 0.5$  seg/sendero. La diferencia entre estos valores es de 3.9 cada 20 cm. Considerando la longitud promedio de puentes por sendero (6m), esto representaría un ahorro de 2 min por recorrido en un sendero promedio. La diferencia entre el tiempo utilizado en el sendero con respecto al utilizado en el puente, era determinado por la velocidad de la hormiga. En hormigas rápidas la diferencia entre los tiempos (sendero vs. puente) sería menor que en hormigas lentas. Utilizamos la diferencia del tiempo que demoraba una hormiga sobre el sendero con respecto al tiempo que demoraba sobre el puente, como el *cambio* en la velocidad por efecto del puente. Por otro lado, usamos el tiempo utilizado sobre el sendero como medida de la *velocidad* de la hormiga. Realizamos una correlación entre la velocidad de la hormiga y la diferencia por efecto del puente. Encontramos una relación positiva entre la velocidad de la hormiga y el cambio determinado por el uso de puentes naturales ( $r = 0.79$ , g.l. 100,  $p < 0.05$ , Figura 1).

## Discusión

El uso de puentes naturales fue común por *Atta cephalotes*, ocasionando cambios notorios en la dirección de los senderos y favoreciendo el desplazamiento de las hormigas. Los puentes naturales permiten un desplazamiento más rápido, siendo evidente en hormigas más lentas las cuales podrían estar llevando mayor carga. Un ahorro en tiempo de 4 seg por cada 20 cm de recorrido por hormiga, refleja lo importante que son los puentes naturales para las colonias. Por ejemplo, una colonia de 1000 hormigas con un sendero de 20 m, ahorrará alrededor de 4 días si todas las hormigas realizan un solo recorrido.

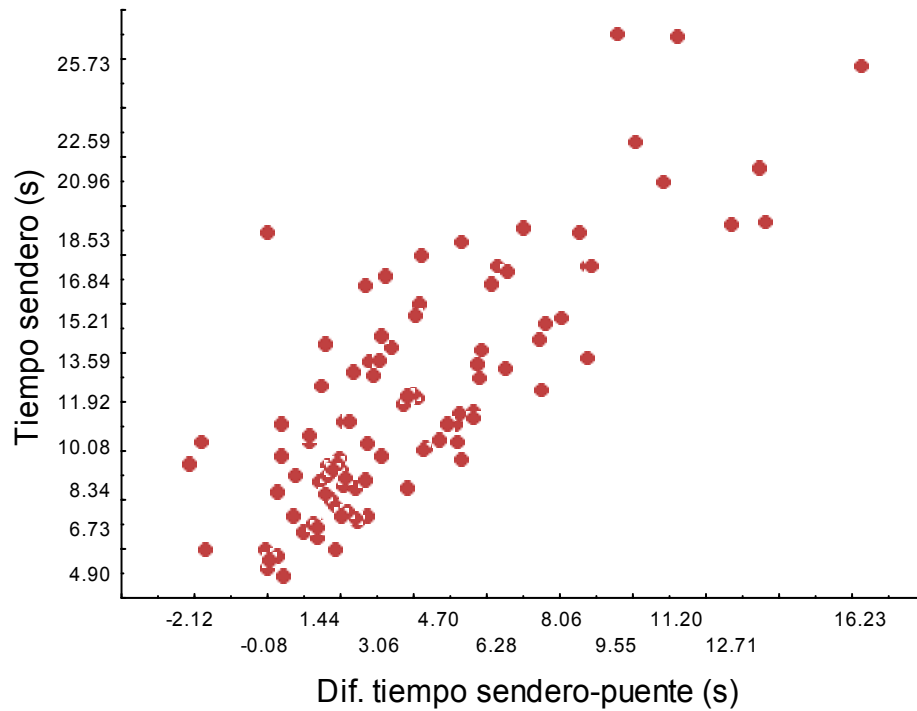
La ubicación de los recursos podrían favorecerse por el uso de los puentes (ver resultados en la mañana, Tabla 1), si las hormigas exploradoras los utilizan durante el proceso de búsqueda. Sin embargo, nuestros resultados sugieren la posibilidad de que las hormigas exploradoras escojan los puentes principalmente durante el regreso al nido cuando realizan el reclutamiento. La desviación en la trayectoria de los senderos ante puentes naturales apoya esta hipótesis. Los puentes naturales disminuyen los costos asociados con recorrer distancias. Suponiendo que las hormigas lentas son las que están mas cargadas, el aumento en la velocidad sobre los puentes al tener menos rugosidad, estaría disminuyendo los costos de energéticos de locomoción aumentando la ganancia neta total de energía. El uso selectivo de puentes naturales podría ser una respuesta a la alta frecuencia de caída de ramas en este tipo de bosque.



## Referencias

Ricklefs, R. E. 1990. Ecology. Freeman. New York. USA.

Holldobler, B. & E. O. Wilson 1990. The Ants. Harvard University Press. Mass. USA.



**Fig 1.** Relación entre diferencia que tarda una hormiga cuando circula por el sendero y puente natural, contra tiempo que tarda en el sendero para cada hormiga (n = 100)

**Tabla 1.** Resultados del experimento sobre la influencia de los puentes en la búsqueda de recursos. Medida como la primera hormiga que ubicaba el cebo.

	Con puente	Sin puente	$\chi^2$ P
Mañana	10	4	2.6 0.10
Tarde	9	10	0.05 0.90
Total	19	14	0.90 0.30

## Nota corta

### DIVERSIDAD DE HORMIGAS EN TRES HÁBITATS CON DIFERENTE ESTADO SUCESIONAL

Sandra P. Galeano, Sebastián Tello, Alejandro Muñoz, Francielle Paulina de Araújo, Jimena Puyana y Víctor Rico

**Editor:** Víctor Arroyo

**Palabras clave:** heterogeneidad, hormigas, sucesión.

La heterogeneidad espacial es un factor determinante para el mantenimiento de la diversidad de especies y sus interacciones. Una de las fuentes de heterogeneidad espacial es la perturbación, la cual genera cambios en las condiciones ambientales y características de los hábitats, proveyendo una gran variedad de microhábitats, microclimas y sitios de refugio que pueden ser aprovechados por distintas especies. De acuerdo con esto, es de esperar que ambientes que experimentan perturbaciones, contengan un mayor número de especies que ambientes más homogéneos (Begon *et al.* 1986). La aparición de claros en un bosque es un tipo de perturbación común que genera condiciones ambientales diferentes a las que existían previamente y que, eventualmente, favorece una mayor riqueza de interacciones bióticas (Rico-Gray & Oliveira, en prep.). Evaluamos el anterior efecto sobre la riqueza y abundancia de hormigas terrestres analizando zonas con diferente estado sucesional (dos sitios abiertos y un bosque). Esperamos que sitios con estadios sucesionales más tempranos (sitios abiertos), debido a la mayor disponibilidad de recursos que ofrecen, presenten una mayor diversidad de especies y abundancia de cada una de ellas, que sitios con estados sucesionales avanzados.

Realizamos el estudio en un bosque primario de la Estación Biológica La Selva. Seleccionamos tres sitios con diferente estado sucesional, ubicados en el Sendero Experimental Sur. Estos fueron: a) un claro reciente, del cual no fue posible determinar la edad exacta, b) un claro de cinco años denominado "sitio intermedio", y c) una zona de bosque primario no perturbado. Los dos primeros sitios varían en tamaño, siendo el sitio intermedio de mayor tamaño que el claro reciente. En cada uno de ellos ubicamos tres estaciones de trampeo. Cada estación consistió en tres platos de Petri con cebos en el centro ("gallo pinto", agua azucarada o sardinas), y con agua hasta el borde superior del plato. Agregamos una gota de detergente al agua para reducir la tensión superficial. Ubicamos las trampas a las 08:30 h. y las dejamos durante ocho horas seguidas. Identificamos las hormigas como morfoespecies en el laboratorio. Adicionalmente, medimos la intensidad lumínica en cada uno de los sitios con un luxómetro Extech, como una medida indirecta del estado de apertura del sitio. Realizamos las mediciones a una altura de 1.5 m sobre el suelo, a las 8:30 h. y 16:30 h.

Para evaluar si existían diferencias en la intensidad lumínica entre sitios, utilizamos una prueba de Kruskal-Wallis. Realizamos curvas de rarefacción para conocer el número de morfoespecies esperado para cada sitio con base en el número mínimo de individuos capturado. Adicionalmente, examinamos el porcentaje de especies compartidas entre sitios mediante el índice de Sorensen.

Encontramos 13 morfoespecies de hormigas, cinco en el claro, siete en el sitio intermedio y seis en el bosque primario (Tabla 1). La abundancia relativa y el número de especies esperado tendieron a ser mayores para el sitio intermedio respecto a los demás, en los cuales el número de especies esperado fue similar (Fig. 1). La curva de especies del sitio intermedio fue la única que mostró tendencia a estabilizarse. Encontramos una tendencia hacia un mayor número de especies de hormigas en el sitio intermedio. Esto puede deberse a la marcada heterogeneidad del hábitat que caracteriza a los sitios con efecto intermedio de perturbación y que ofrecen una mayor

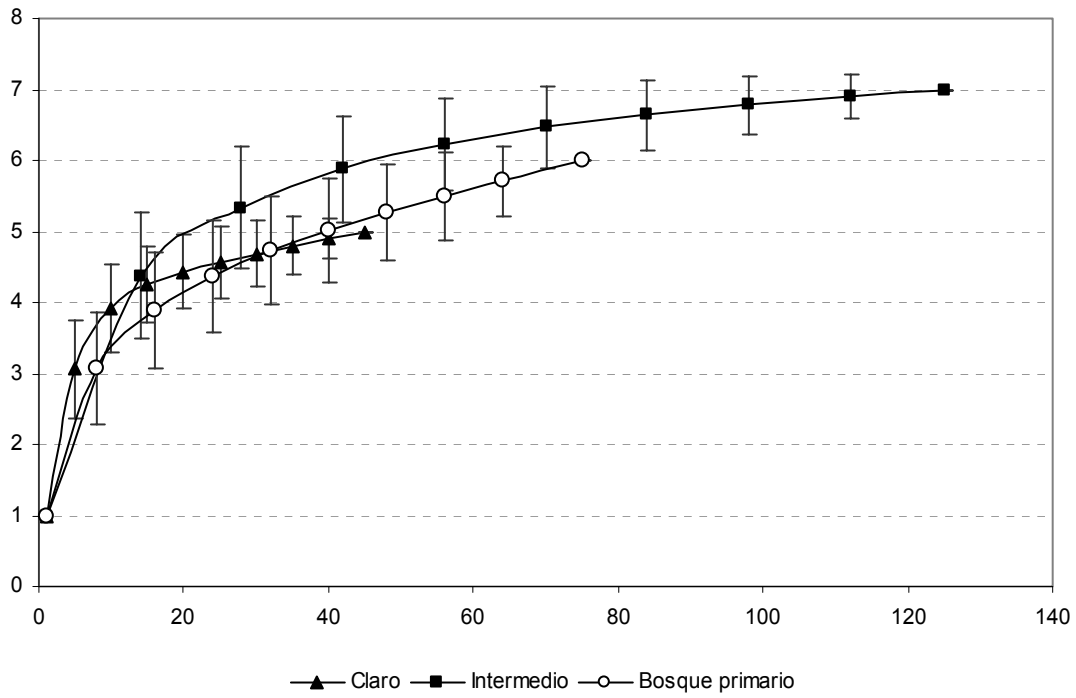
disponibilidad de recursos utilizables para diferentes especies. Sin embargo, la diferencia encontrada en el número de especies entre sitios podría no existir, debido al alto grado de solapamiento de la desviación estándar de las curvas de rarefacción. Además, es importante señalar que la diferencia en riqueza entre sitios es muy pequeña (una especie), probablemente de ninguna relevancia biológica. A pesar de esta similitud en término del número de especies encontradas, la identidad de las especies presentes varían considerablemente entre sitios. El índice de similitud de Sorensen mostró que el claro y el sitio intermedio compartieron el 50% de las especies, el sitio intermedio y el bosque primario el 30.8%, y el claro y el bosque primario el 18.2%. La intensidad lumínica fue similar entre los tres sitios muestreados ( $H = 4.00$ ,  $p = 0.14$ ,  $gl = 2$ ). El patrón observado sugiere que la composición del sitio intermedio es una transición entre las especies que se encuentran en sitios recientemente alterados y las asociadas con bosque maduro. Nuestros resultados por lo tanto sugieren que sitios con diferente estado sucesional presentan valores de riqueza similares, pero difieren mucho en su composición específica. La similitud encontrada entre sitios en términos de intensidad lumínica, puede obedecer a que los datos se registraron durante un día completamente nublado. Sin embargo, es sabido que en los claros y áreas de crecimiento secundario la llegada de luz al sotobosque es mayor en comparación con hábitats con mayor cobertura. De manera que la intensidad lumínica no representa la variación observada en el estado sucesional de los hábitats, posiblemente por tratarse de una medida muy puntual. Realizar un estudio con un mejor esfuerzo de trampeo, que incluya replicas de cada uno de los sitios con diferentes estadios sucesionales podría generar una caracterización más adecuada de las comunidades de hormigas del área y permitiría analizar las diferencias entre los sitios con mayor solidez. Además De igual manera, identificar las especies de cada uno de los sitios y ahondar en el conocimiento de su historia natural, permitiría comprender mejor sus interacciones con el paisaje y con otras especies, las cuales podrían explicar su presencia en un hábitat específico.

## Referencias

- Begon, M., J. Harper & C. Townsend. 1986. Ecology. Individuals, populations and communities. Sinauer associates, Inc. USA. 876 p.
- Rico-G., V. & P.S. Oliveira. The ecology of ant/plant interactions. University of Chicago Press. En preparación.
- Zar, J. 1999. Biostatistical analysis. Fourth edition. New Jersey, USA. 123 p.

**Tabla 1.** Número de individuos encontrados por morfoespecie de hormigas en tres sitios con diferente estado sucesional en la Estacion Biologica La Selva, Costa Rica.  $H'$  = Índice de Shannon-Wiener.

Morfoespecie	Sitio		
	Claro	Intermedio	Bosque
1	9	0	0
2	1	3	7
3	17	0	0
4	6	6	0
5	11	23	0
6	0	28	21
7	0	0	41
8	0	0	4
9	0	0	1
10	0	0	1
11	0	6	0
12	0	58	0
13	0	1	0
<b>TOTAL</b>	44	125	75



**Figura 1.** Curvas de rarefacción de morfoespecies de hormigas para tres sitios con diferente estado sucesional en la Estacion Biologica La Selva, Costa Rica.

## EL PAPEL DE LOS NEMÁTODOS EN *CECROPIA OBTUSIFOLIA*

Diego Cadenas, Karla Barquero, Mariana Murguía, Emiliana Isasi y Paul Hanson.

**Editor:** Francisco Bascope

**Resumen.** Estudiamos los nemátodos que habitan los entrenudos de *Cecropia obtusifolia*. Analizamos tallos jóvenes de *C. obtusifolia* y descubrimos que los nemátodos se encuentran asociados a los entrenudos donde habita *Azteca sp.* y nunca en aquellos donde se encuentra *Pheidole sp.* Los nemátodos se encontraron más frecuentemente en los basureros, luego asociados a los cadáveres de *Azteca* y por último al parénquima. Consideramos que los nemátodos están realizando alguna función de degradación de los basureros de *Azteca sp.*, con posibles beneficios, tanto para la planta como para la hormiga.

**Palabras clave:** *Azteca sp.*, *Cecropia obtusifolia*, mutualismo, nemátodos.

### Introducción

Dentro de *Cecropia obtusifolia* habitan alrededor de ocho grupos distintos de invertebrados. Algunos se alimentan de la planta hospedera (*Lisosoderes sp.*, *Azteca sp.*, *Pheidole sp.* y Pseudococcidae) y otros son parasitoides de algún huésped de la planta (Encyrtidae, Phoridae y Enrytomidae). Además, existen poblaciones de nemátodos que habitan las cavidades de *C. obtusifolia* de los que se desconoce las asociaciones que presentan con otros invertebrados, o inclusive con la planta que habitan (P. Hanson, com. pers.). Sin embargo, observaciones preliminares de nemátodos en basureros de *Azteca sp.* sugieren que su presencia esta relacionada con las hormigas, por lo tanto, esperamos encontrar nemátodos solo en lugares de la planta donde existen colonias de hormigas.

Por otro lado, sí existe una relación entre la hormiga y los nemátodos, estos últimos quizá estén más asociados con algún elemento de la colonia propicio para su crecimiento (e. g. basureros o cadáveres). El objetivo de este trabajo fue determinar si existe una relación entre los nemátodos con su planta hospedera o con otro invertebrado asociado a *C. obtusifolia*

### Métodos

En el sendero Arriera Zampopa dentro de un bosque lluvioso tropical de crecimiento secundario presente en la Estación Biológica La Selva, colectamos 4 plantas de *C. obtusifolia* de aproximadamente 2 metros de altura, de las cuales separamos los entrenudos. En el laboratorio observamos con un microscopio para explorar el estado del prostoma (abierto o cerrado) así como el contenido de los entrenudos.

En las 4 plantas, contamos el número de entrenudos con y sin nemátodos, y el número de entrenudos en los que los nemátodos se encontraban asociados o no a los diferentes invertebrados huéspedes de la planta (hormigas, homópteros, ácaros, etc). En todos los casos, registramos la especie con la que se encontraban asociados y la estructura sobre la cuál eran observados (nido, basurero, cadáveres de hormigas, cuerpos Mullerianos o vacío). En todos los casos se calcularon las frecuencias, las cuales se analizaron con pruebas de  $X^2$ .

### Resultados

Los nemátodos se encontraron en un número reducido de entrenudos de *C. obtusifolia* (Fig. 1). Todos los nemátodos que se encontraron aparecieron asociados a las hormigas *Azteca* sp.

El número de entrenudos en el que encontraron hormigas y nemátodos fue significativamente mayor a lo esperado por azar ( $X^2 = 12.09$ ,  $p = 0.007$ ,  $gl = 3$ ). Las hormigas no siempre estuvieron asociadas a los nemátodos, sin embargo más de 33 % de los entrenudos ocupados por *Azteca* sp. presentaron nemátodos.

En algunos casos se observaron colonias de hormigas *Azteca* sp. y *Pheidole* sp. utilizando los mismos entrenudos de la planta. Sin embargo, en todos los entrenudos en los que *Pheidole* sp. se encontraba, no se observaron nemátodos ( $X^2 = 4.45$ ,  $p = 0.035$ ,  $gl = 3$ ) (Fig. 2). La presencia de los nemátodos en los entrenudos fue independiente de que estos presentaran el prostoma abierto o cerrado ( $X^2 = 0.02$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0.89$ ).

En vista de que los nemátodos siempre estuvieron asociados a las colonias de *Azteca* sp., se hizo un análisis para determinar en qué elemento de la colonia se observaban con mayor frecuencia. Los nemátodos se encontraron generalmente asociados a los “basureros” creados por las hormigas *Azteca* sp., estando casi la mitad de los “basureros” ocupados por los nemátodos (Fig. 3). El segundo elemento más utilizando fueron los cadáveres de hormigas obreras. Le siguieron el parénquima de la planta, y finalmente los cadáveres de reinas.

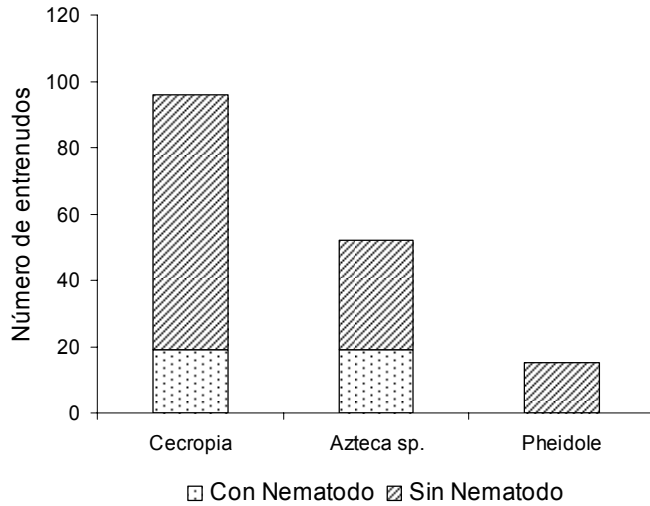
## Discusión

Encontramos que los nemátodos no se distribuyen uniformemente a lo largo de la planta, sino que su distribución se asocia fuertemente a la presencia de *Azteca* sp. Esto supone que existe una asociación entre las hormigas y los nemátodos. Sin embargo, el encontrar hormigas sin nemátodos sugiere que, al menos las hormigas no dependen de estos. Cabe entonces la posibilidad de que los nemátodos sean parásitos de las colonias de hormigas y que algunas colonias no tienen nemátodos porque no han sido colonizadas aún. Por esta razón, sería interesante evaluar la relación entre la edad de la colonia y la presencia de los nemátodos.

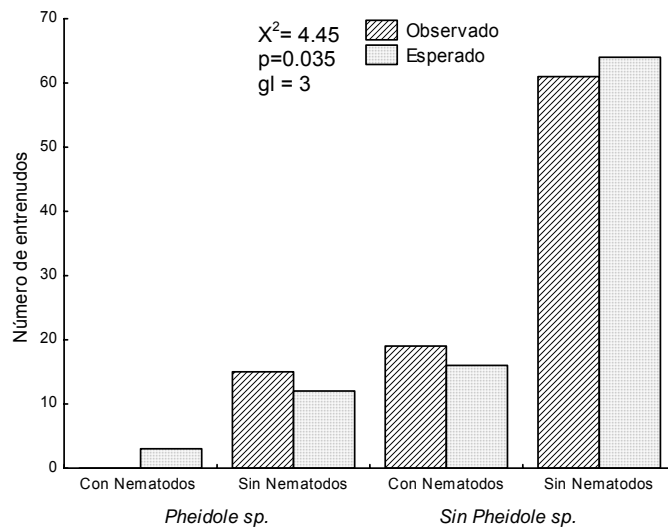
La hormiga *Pheidole* sp. no presentó nemátodos. Además, nunca se encontraron nemátodos en colonias de *Azteca* sp. cuando esta convivía con la otra especie de hormiga, suponiendo que *Pheidole* sp. puede tener un efecto negativo sobre los nemátodos.

El hecho de que existan nemátodos en los entrenudos que presentan los prostomas cerrados, sugiere que los nemátodos ya estaban dentro del entrenudo cuando la reina de *Azteca* sp. entró, o bien que los nemátodos entraron con la reina antes de que ésta cerrara el prostoma. Por tanto, no necesariamente son las obreras las únicas que introducen los nemátodos una vez establecida la colonia.

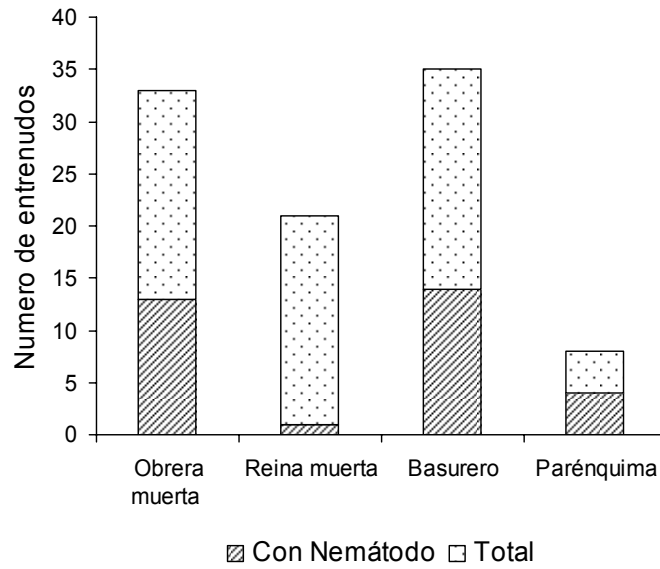
La asociación entre los nemátodos y los basureros de *Azteca* sp. sugiere que estos pueden estarse alimentando de los detritos de las hormigas. El hecho de que fue frecuente encontrar nemátodos en cadáveres de hormigas y que los basureros de la hormiga están formados principalmente por estos cadáveres, sugiere que los nemátodos pueden utilizar principalmente los restos de hormigas muertas dentro de las colonias. Esto podría ser benéfico para la colonia, pues estos nemátodos limpiarían los habitáculos de las hormigas, minimizando posibles peligros por infecciones. Adicionalmente la planta podría estarse beneficiando si los nemátodos aceleran el ciclo de nutrientes y esta puede absorberlos.



**Fig. 1:** Número de entrenudos de *Cecropia obtusifolia* con nemátodos y totales asociados a diferentes especies (la planta, la hormiga *Azteca* sp. y la hormiga *Pheidole* sp.)



**Fig. 2:** Número de entrenudos con y sin nemátodos considerando la presencia de la hormiga *Pheidole* sp. Se representan los valores observados y esperados según el orden de  $X^2$ .



**Fig. 3:** Número de entrenados de *Cecropia obtusifolia* con nemátodos y totales asociados a diferentes elementos de la colonia (obreras muertas, reinas muertas, basureros y parénquima de la planta).



## TRES TRISTES ESCARABAJOS COMIENDO DE TRES TRISTES PLANTAS: ¿LA ESPECIALIZACIÓN ENTRE LOS ESCARABAJOS DEL GÉNERO *CEPHALOLEIA* Y SU PLANTA HOSPEDERA ESTÁ DETERMINADA POR ESPECIALIZACIÓN ALIMENTARIA?

Margarita M. Rios, Horacio Ballina, Susana Chamorro, Dora Susanibar & Karol Horvitz.

**Resumen.** La especialización de un herbívoro con su planta hospedera puede deberse a diferentes factores como alimentación, oviposición, crecimiento y éxito reproductivo del herbívoro. Evaluamos si la especificidad herbívoro-planta, en las interacciones *Cephaloleia fenestrata*-*Pleiotachya pruinosa* y *C. erichsonii*-*Calatea gymnocarpa*, esta determinada por especificidad alimenticia. También evaluamos la especificidad del consumo entre especies especialistas (*C. fenestrata* y *C. erichsonii*) y generalistas (*C. beltii*). Nuestros resultados sugieren que en ambos casos, la especialización no está dada por especificidad alimentaria. Estas plantas, al parecer, no están produciendo compuestos secundarios específicos que determinen especificidad. Queda por evaluar otros factores que puedan estar determinando la especificidad en estas interacciones.

**Palabras clave:** *Cephaloleia*, especialización, herbivoría, Marantaceae.

### Introducción

Los herbívoros pueden ser clasificados como especialistas o generalistas de acuerdo al número de especies de plantas de las que se alimenten. Los herbívoros especialistas se alimentan de una o unas pocas especies mientras que los generalistas pueden consumir varias especies. La diferencia principal está dada porque los herbívoros especialistas son más eficientes en el consumo al ser más efectivos en vulnerar las defensas de sus plantas hospederas (Paviolo *et al.* 2004). Sin embargo, en las interacciones herbívoro-planta hospedera, la especialización puede no estar determinada por especificidad en la alimentación (larvas o adultos), sino en alguno de los otros aspectos del ciclo de vida de los herbívoros como oviposición, crecimiento o éxito reproductivo.

En América Central, todas las familias de plantas del orden Zingiberales soportan poblaciones de escarabajos de la subfamilia Hispinae (Chrysomelidae). Estas poblaciones viven congregadas y se alimentan de las hojas inmaduras enrolladas de las plantas de este orden, las cuales pueden llegar a ser un recurso limitante por ser efímeras en el tiempo (Strong 1977). Por su parte, el género *Cephaloleia* cuenta con más de 200 especies descritas, algunas de ellas especialistas y otras generalistas. Así tenemos que *Cephaloleia fenestrata* es especialista de *Pleiotachya pruinosa* (Staines 2000), *Cephaloleia beltii* se encuentra asociada a varias especies de Marantaceae y algunas *Heliconia* y *Musa*, y *Cephaloleia erichsonii* que está asociada principalmente a *Calatea gymnocarpa* (Staines 1997, Bridge *et al.* 2000).

El presente estudio tuvo como objetivo principal determinar si el grado de especialización de tres especies de escarabajos del género *Cephaloleia* está determinada por la relación alimenticia entre el escarabajo y sus plantas hospederas. Si esto es cierto, esperamos los escarabajos solo consuman de su planta hospedera.

### Materiales y métodos

Realizamos este experimento en la Estación Biológica La Selva ubicada en la Provincia de Heredia, Costa Rica. Realizamos un recorrido por el Sendero Tres Ríos (STR) y Sendero Occidental (SO) para coleccionar individuos de *Cephaloleia beltii*, *C. erichsonii* y *C. fenestrata* (Chrysomelidae: Hispinae) en tres especies de plantas, *Pleiotachya pruinosa*, *Calatea gymnocarpa* y *C. marantifolia* (Marantaceae).

Asimismo, colectamos hojas jóvenes de estas especies para usarlas como fuente de alimento de los insectos colectados para el experimento de laboratorio.

Preparamos 45 cajas de Petri con un pedazo de toalla humedecida con agua en donde se transfirieron los individuos colectados. A cada una de las tres especies de *Cephaloleia*, se les ofreció una sección de hoja joven de 2 cm<sup>2</sup> de una de las especies de Marantaceae. Manejamos cinco réplicas por combinación de especie de planta-especie de herbívoro. El tiempo de respuesta fue de 18 horas, y al final de este periodo, contabilizamos el área foliar consumida mediante una cuadrícula dividida en áreas de 1 mm<sup>2</sup>.

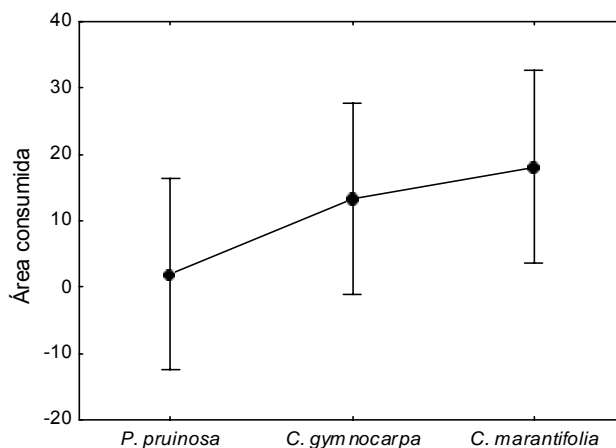
Realizamos un análisis de varianza de dos vías no paramétrico (Prueba de Scheirer-Ray-Hare) con el fin de evaluar las diferencias de consumo de cada especie de escarabajo en cada una de las especies de planta.

## Resultados

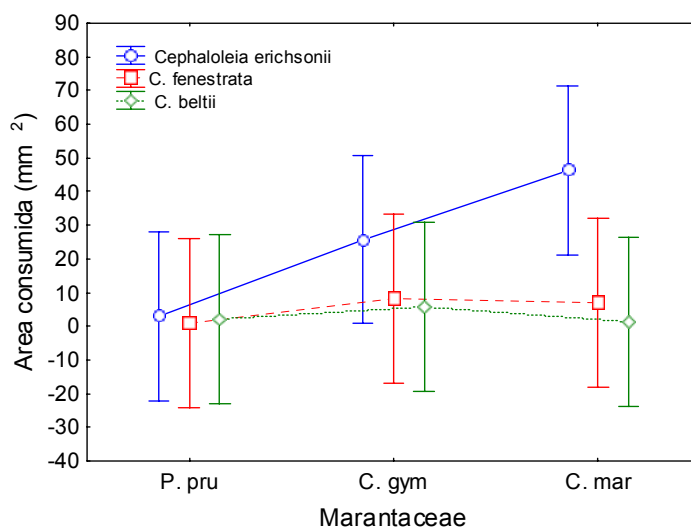
La cantidad de tejido consumido en general fue muy bajo en todos los ensayos (máximo = 162 mm<sup>2</sup>, promedio = 11.13 ± 28.9) en comparación con un estudio similar (Licango 2004) donde el máximo global fue de 200 mm<sup>2</sup> y el promedio de consumo por individuo fue aproximadamente 100 mm<sup>2</sup>. Las tres especies de escarabajos consumieron de otras especies de plantas diferentes a su hospedero (Tabla 1),. Los escarabajos consumieron diferencialmente las tres especies de Marantaceae (Tabla 1), con un menor consumo de *Pleiostachya pruinosa* con respecto a las otras dos especies (Fig. 1). El consumo de hojas de las tres especies de Marantaceae fue similar entre las especies de escarabajo (Tabla 1, Fig. 2).

**Tabla 1:** Resultados estadísticos de la Prueba de Scheirer-Ray-Hare. H es el estimador que se usa para calcular las probabilidades y se basa en la distribución  $\chi^2$ .

	H = SS/MS Total (Dist $\chi^2$ )	GL	p
Herbívoro	2.35	2	0.5-0.25
Planta	10.94	2	*0.05-0.01
Herb*Plan	3.87	4	0.5-0.25



**Figura 1.** Área de la hoja consumida por los escarabajos en las tres especies de Marantaceae (*Cephaloleia. beltii*, *C. fenestrata* y *C. erichsonii*).



**Figura 2.** Área de la hoja consumida por cada una de las especies de escarabajos (*Cephaloleia. beltii*, *C. fenestrata* y *C. erichsonii*) en las tres especies de Marantaceae (*Pleiotachya pruinosa*, *Calatea marantifolia* y *C. gymnocarpa*).

## Discusión

Las especies consideradas especialistas por su patrón de distribución en las plantas hospederas (Briedge *et. al* 2000), no fueron especialistas en el consumo de sus hojas. *Cephaloleia erichsonii*, que se consideraba especialista de *C. gymnocarpa*, consumió de las tres especies de hojas. Encontramos una tendencia de *C. erichsonii* a comer cantidades diferentes de tejido de cada especie de planta (Fig. 2, Tabla 1). *Cephaloleia beltii*, considerada una especie generalista, consumió muy poco de las tres especies de Marantaceae. Por su parte *C. fenestrata*, considerado un especialista de *P. pruinosa*, consumió hojas de las tres especies de Marantaceae, pero también en pocas cantidades.

Las diferencias encontradas en el consumo de las tres especies de Marantaceae pueden deberse a que las hojas de *P. pruinosa* utilizadas para el experimento no se seleccionaron de la parte más joven de la hoja. El hecho de que estas hojas no estuvieran en el mismo estado de las hojas de las otras dos especies, puede enmascarar su consumo real.

Consideramos que la especialización de *C. fenestrata* por su planta hospedera *P. pruinosa* no esta determinada por especialización alimentaria de los adultos sino que puede estar relacionada con otros aspectos del ciclo de vida de este escarabajo como la alimentación de las larvas. Otros factores que pueden estar determinando la especificidad pueden ser oviposición, crecimiento y éxito reproductivo (Price 1997). Sin embargo, cualquiera de estas actividades que este determinando la especialización debe estar ajustada a una eficiencia en el consumo y vulneración de las defensas de la planta. Lo mismo ocurre para *C. beltii* con su asociación con *C. gymnocarpa*, la cual tampoco parece estar determinada por la alimentación. Otra posibilidad es que el patrón de distribución actual de las especies sea el resultado de algún tipo de exclusión competitiva.

Seria interesante evaluar, en futuros trabajos, los otros posibles factores que pueden estar determinando la especificidad de los escarabajos herbívoros con sus plantas hospederas.

## Referencias

- Bridge E., A. Boyco, D. Jonson, H. Brown, D. Hawley & J. Tooker. 2000. Community structure in rolled-leaf hispine beetles (Chrysomelidae) and their host plants. Tropical biology: an ecological approach. OTS 00-1.
- Licango, P. 2004. Herbivoría selectiva de *Cephaloleia fenestrata* en *Pleiostachya pruinosa*. Ecología Tropical y Conservación 2004-2.
- Paviolo, A., F. Morales, L. Montti, P. Licango, B. Hilje & C. Horvitz. Efectividad de las defensas mecánicas para evitar la herbivoría de escarabajos (Chrysomelidae) especialistas y generalistas. Ecología tropical y conservación 2004-2.
- Staines, C. L., J. T. Longino y M. Paniagua 1997, 2000 Pag. Web Hispinae of La Selva Cephaloleia.
- Strong, D. 1977. Rolled Leaf hispines Beetles (Chrysomelidae) and their Zingiberales Host Plants in Middle America. Biotropica 9(3) 156 -168.

## Nota corta

### ADQUISICION DE RECURSOS Y RIESGO DE DEPREDACIÓN: CAMBIOS COMPORTAMENTALES EN LARVAS DE ANUROS

Mariana Pueta, Víctor Arroyo, Romina Principe, Ruth Salas, Carlos Vinueza y Sandra Correa.

**Editor:** Mariana Durango

**Palabras clave:** larvas de anuro, comportamiento, depredación, plasticidad fenotípica.

Generalmente, la adquisición de recursos por parte de un organismo requiere desplazarse lo cual puede incrementar la tasa de encuentro con sus depredadores. La reducción de actividad por parte de una presa puede disminuir el riesgo de depredación, pero esto implica que no puede forrajear. En consecuencia, un animal no puede simultáneamente maximizar su tasa de forrajeo y minimizar el riesgo de ser depredado (Anholt y Werner 1999). Por esta razón, una presa que forrajea puede reducir su actividad cuando se incrementa el riesgo de depredación o cuando se incrementa la disponibilidad de recursos, ya que no necesita un gran desplazamiento para conseguir el alimento.

La plasticidad en el comportamiento asociada con el riesgo de depredación, tiene importantes consecuencias para la dinámica de poblaciones y la estructura de una comunidad (Anholt y Werner 1999). Los anuros son animales con una gran plasticidad fenotípica, y sus depredadores pueden inducir cambios en comportamiento, morfología, tasa de crecimiento o tamaño en que llega a la metamorfosis.

Nosotros hipotetizamos que la presencia de un depredador y de comida podrían afectar el comportamiento de larvas de anuros. Teniendo en cuenta que las larvas se desplazarán menos ante la presencia de depredadores o cuando la comida es abundante, esperamos que la actividad sea máxima cuando no hay depredador ni comida y mínima cuando se encuentran ambos factores, suponiendo un efecto aditivo. Esperamos que la actividad de las larvas cuando hay solo comida o solo depredador sea intermedia en relación a las otras dos.

Realizamos este estudio en la Estación Biológica La Selva, Heredia, Costa Rica. En dos charcas estacionales colectamos larvas de anuros de dos especies (1 y 2) y potenciales depredadores pertenecientes a los grupos Belostomatidae y Odonata. Colocamos 4 larvas de anuros en bandejas plásticas con una hoja en el centro donde las larvas pudiesen esconderse. Los tratamientos consistieron en: Control, (larvas solas); Depredador+Comida, (larvas con depredador dentro de un pequeño recipiente con una red que le permitía mantener contacto con el agua) y con alimento (pastillas de algas disecadas); Depredador sin comida, (las larvas con un depredador solamente); y Comida, (larvas con pastillas de algas disecadas). Los cuatro tratamientos se pudieron realizar con la especie 1, para la especie 2 no realizamos el tratamiento 4 (sólo comida) por falta de ejemplares. Realizamos mediciones de comportamiento cada hora entre las 10:30 y 19:30 h. Medimos en cada bandeja en forma instantánea la proporción de larvas en movimiento, la proporción de larvas visibles y la distancia entre el depredador y la larva más cercana.

Para analizar el cambio en la actividad de las larvas a lo largo del día, utilizamos un análisis de varianza con medidas repetidas transformando los datos a arco seno de la raíz cuadrada (Sokal y Rohlf 1981). El resultado de estos ANOVAs fue similar para ambas especies, por lo tanto solo mostramos los resultados para la especie 1. Encontramos gran variación en la actividad de las larvas (renacuajos visibles) a lo largo del día, con cambios más pronunciados hacia el horario vespertino (Fig. 1). La actividad de los renacuajos en la primera hora de observación muestra una tendencia que apoya parcialmente lo esperado en nuestras predicciones (Fig. 2), ya que el grupo

control presentó mayor actividad que el resto de los grupos. El mismo patrón se manifiesta analizando el promedio diario de las distintas variables dependientes para cada especie. En ninguno de los casos los análisis reflejaron cambios en la actividad de las larvas en los distintos tratamientos.

No encontramos evidencia que avale la teoría de que el forrajeo y/o la presencia de depredadores disminuyan la actividad de las larvas. Sin embargo, encontramos un patrón en el comportamiento durante la primera observación del experimento. Esto podría indicarnos que dicha variación probablemente está limitada a los primeros encuentros con el o los estímulos del depredador. Un estudio reciente muestra que larvas de renacuajos pueden alterar su conducta en un lapso muy corto de tiempo, sensibilizando su respuesta a medida que se realizan presentaciones repetidas de un estímulo externo (Pueta 2005). Sin embargo, otros factores pueden considerarse como posibles explicaciones de nuestros resultados, tal vez los renacuajos presentaron una tasa de forrajeo diferente a lo esperado (Anholt y Werner 1999) o tal vez el depredador no fue un estímulo lo suficientemente intenso.

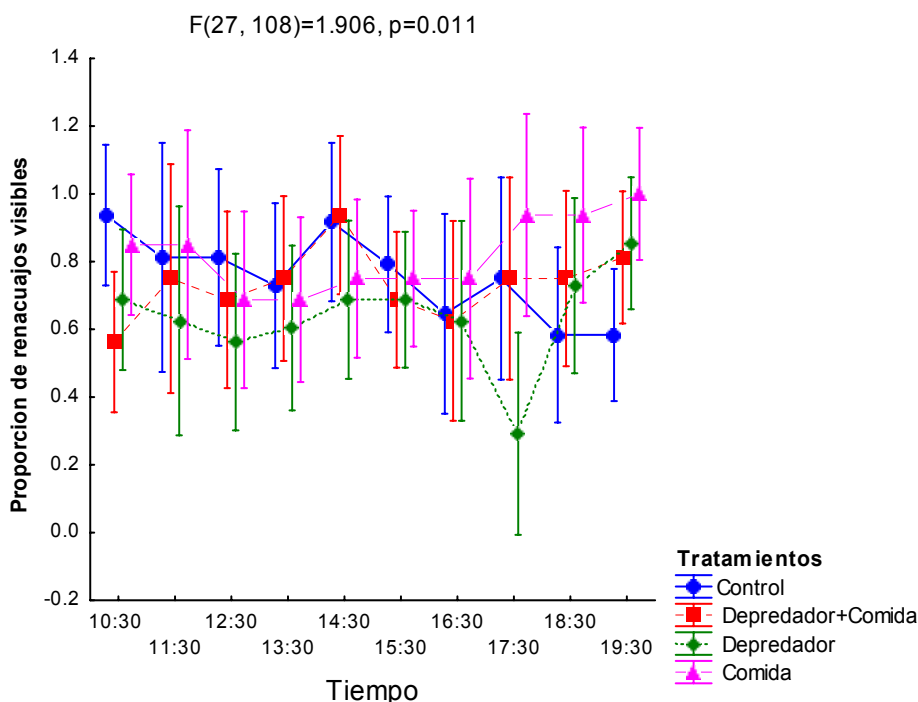
En resumen, es posible que los cambios en el comportamiento de las larvas asociados al riesgo de depredación fueran efectuados rápidamente y luego, por habituación a los distintos factores, presentar gran variabilidad.

## Referencias

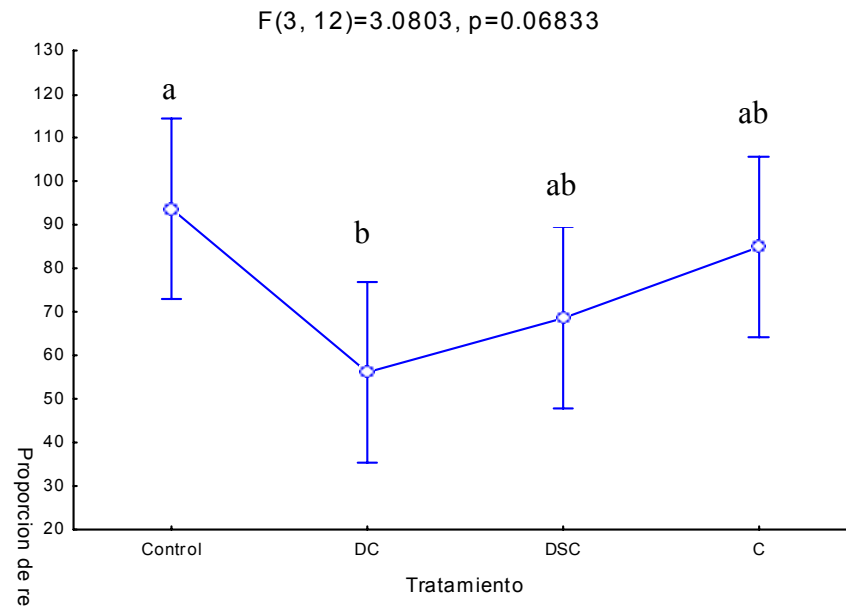
Anholt, B. R. & E. E. Werner. 1999. Density- Dependent consequences of Induced Behavior. Pp 218-230. En R. Tollrian & C. D. Harvell (Eds.) The Ecology and Evolution of Inducible Defenses. Princeton Univ. Press, N. J.

Pueta, M. 2005. Respuesta al toqueo: ¿Qué cree usted que hacen los renacuajos? Curso OET 2005-02.

Sokal R. S. & F. J. Rohlf. 1981. Biometry. Second edition, W. H. Freeman and Company,



**Fig. 1.** Proporción de renacuajos visibles de la especie 1 en los distintos tiempos de observación.



**Fig. 2.** Proporción de renacuajos visibles en la especie 1 en la primera observación del día. Las barras representan el error estándar. Tratamientos: DC (depredador+comida), DSC (depredador sin comida) y C (comida).

## PREFERENCIA ALIMENTARIA DE *CEPHALOLEIA BELTI* POR SU PLANTA HOSPEDERA

Susana Chamorro Arias

**Resumen.** Evalué la preferencia alimentaria de *Cephaloleia belti* en cuatro especies de plantas: *Calathea marantifolia*, *Pleiostachya pruinosa* (Marantaceae), *Heliconia* sp. (Heliconiaceae) y *Musa velutina* (Musaceae). Deposité en cajas de Petri un individuo de *C. belti* con un corte (2 x 2 cm) de la parte más joven de la hoja hospedera (plantas donde se colectaron individuos de *C. belti*). Adicionalmente, en cajas de Petri independientes se colocaron escarabajos procedentes de las distintas plantas hospederas con pedazos de hoja del mismo tamaño provenientes del resto de especies vegetales consideradas. *C. belti* no se alimentó exclusivamente de la planta hospedera, si no que forrajeó indistintamente de las especies ofrecidas, por lo tanto, este resultado indica que esta especie presenta un patrón generalista referente a su alimentación.

**Palabras clave:** *Cephaloleia belti*, generalista, herbivoría, Zingiberales

### Introducción

Los herbívoros pueden ser clasificados como especialistas o generalistas de acuerdo al número de especies de plantas de las cuales se alimentan. Especialistas son aquellos herbívoros que se alimentan de una o un número pequeño de especies, mientras que los generalistas se alimentan de varias especies (Paviolo et al. 2004).

Los escarabajos del género *Cephaloleia* (Coleoptera: Crysomelidae) cuentan con más de 200 especies descritas (Strong 1991). Son herbívoros generalistas que se alimentan de diversas especies de plantas de las familias Marantaceae, Costaceae y Zingiberaceae (Staines 1996). En América Central, todas las familias de Zingiberales mantienen poblaciones reproductoras de *Cephaloleia* spp. cuyos adultos se encuentran exclusivamente en las hojas tiernas apegaminadas y enrolladas de las cuales se alimentan. Bajo la hipótesis de que esta especie de escarabajo va a mostrar preferencia en la alimentación de su planta hospedera, es de esperar que *C. belti* consumirá más tejido vegetal de la especie de planta en que fue colectado que de otras especies.

### Métodos

Realicé este estudio en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. En los senderos Tres Ríos (STR), Sendero Occidental (SOC) y Sendero Arriera-Zompopa (SAZ). Recolecté 20 individuos de *C. belti* en cada una de las siguientes plantas: *Calathea marantifolia*, *Pleiostachya pruinosa* (Marantaceae), *Heliconia* sp. (Heliconiaceae) y *Musa velutina* (Musaceae). Los escarabajos fueron colectados junto con las hojas jóvenes donde estos se encontraban. Estos individuos fueron colocados en cajas de Petri independientes con papel absorbente humedecido junto a un corte (2 x 2 cm) de la parte más joven de las hojas de cada una de las plantas puestas a prueba (4 tratamientos, 5 réplicas cada uno). Transcurridos dos días y con la ayuda de una cuadrícula, cuantifiqué la cantidad de tejido vegetal consumido por cada individuo. Para comparar las diferencias en el área total consumida de cada una de las plantas utilicé un análisis de varianza de dos vías no paramétrico (Prueba de Scheirer-Ray-Hare).

### Resultados

*Cephaloleia belti* consumió diferencialmente de las plantas hospederas ofrecidas. (Tabla 2). Sin embargo, presentó un patrón diferente a lo esperado, ya que los escarabajos encontrados en *C. marantifolia*, *P. pruinosa* y *Heliconia* sp. no consumieron



mayor cantidad de tejido vegetal de la planta hospedera. Sólo los escarabajos encontrados en *Musa velutina* apoyan la hipótesis de que la alimentación de *C. belti* esta condicionada por su planta hospedera (Fig. 1).

Hubo una preferencia alimentaria de *C. belti* por *Musa velutina*. y *Heliconia sp.* (*Musa* planta introducida). Los escarabajos encontrados en *Heliconia sp.* fueron los únicos que no consumieron nada de tejido vegetal de ninguna de las plantas ofrecidas.

**Tabla 2.** Resultados de la prueba de Scheirer-Ray-Hare

	H=SS/MSTotal (Dist $\chi^2$ )	GL	p
Planta donde se encontró <i>C. belti</i>	23.84	3	< 0.001
Planta de prueba alimentaria	37.16	3	< 0.001
Encuentro * Prueba	27.63	9	< 0.005

## Discusión

*Cephaloleia belti* mostró un patrón de alimentación generalista, consumiendo indistintamente tanto de la planta hospedera como del resto de plantas ofrecidas. Este resultado es consistente con otros estudios donde indican que esta especie se alimenta de diferentes especies vegetales (Strong 1991). *C. belti* consumió una mayor cantidad de tejido vegetal en *Heliconia sp.* y *Musa velutina*. Cabe destacar que *Musa velutina*., es una planta introducida por lo que no debería presentar herbivorismo, sobre todo porque es una planta recién establecida en el área de estudio. Sin embargo, estas especies vegetales presentan una gran cantidad de humedad y tejido vegetal suave, condiciones óptimas y disponibles para la colonización de adultos de *Cephaloleia*. De las especies de plantas utilizadas en este estudio, *Heliconia sp.* y *Musa velutina* fueron las plantas que mayor cantidad de tejido vegetal joven presentaron, posiblemente en este estado de las hojas las plantas aun no pueden desarrollar defensas en contra de sus herbívoros, facilitando el establecimiento de herbívoros que necesitan de estas condiciones, como *Cephaloleia sp.*

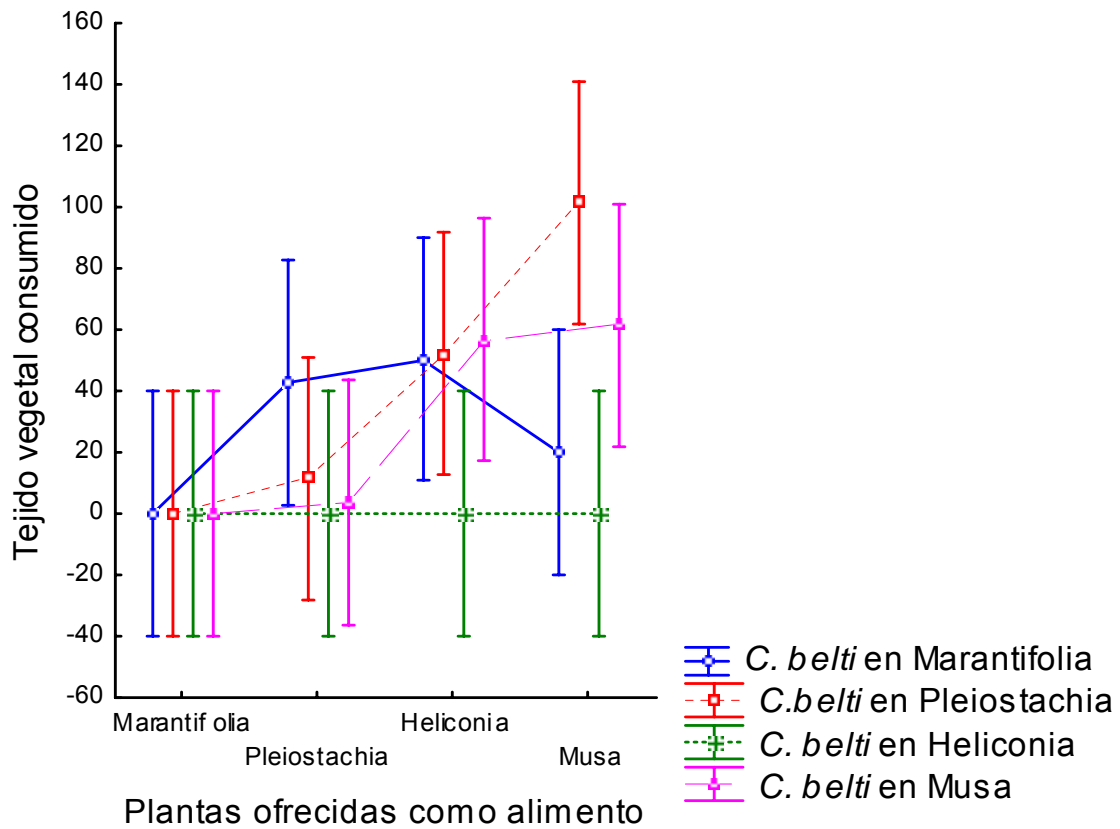
Un resultado no esperado es la falta de consumo de tejido vegetal por parte del escarabajo encontrada en *Heliconia sp.*, sobre todo porque *Heliconia sp.*, fue una de las plantas mas consumida en este estudio. Los escarabajos colectados en *Heliconia sp.* se encontraron en la base de las hojas, donde las condiciones de humedad eran muy altas y había menor disponibilidad de luz, posiblemente las condiciones en el laboratorio no fueron las óptimas, afectando su comportamiento alimentario.

## Referencias

Paviolo, A., F. Maraes, L. Montti., P. Lincango, B. Hilje., C. Horvitz. 2004. Efectividad de las defensas mecánicas para evitar la herbivoría de escarabajos (Chrysomelidae) especialistas y generalistas. En: A. Farji & G. Barrantes (Eds). Ecología Tropical Y Conservación 2004-2. Pp: 172-174.

Staines, C.L. 1996. The genus *Cephaloleia* (Coleoptera:Chrysomelidae) in Central America and de West Indies. Special publication N°3. Revista de Biología Tropical.

Strong, D.R. 1991. *Chelobasis bicolor* (Abejón de Platanillo, Rolled-Leaf Hispine). En D.H Janzen. 1991. Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica. Pp: 721 – 724.



**Fig. 1.** Preferencia alimentaria de *C. beltii* colectados en las cuatro especies de plantas hospederas. El gráfico indica la cantidad de tejido vegetal consumido de cada planta hospedera ofrecida como alimento.

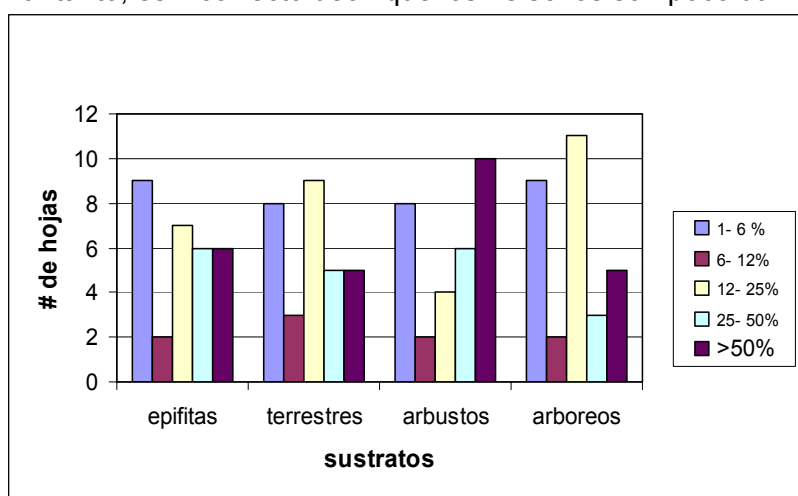
## Nota Corta

### HERVIBORIA EN DIFERENTES FORMAS DE VIDA DE LOS HELECHOS

Dora Susanibar

**Palabras clave:** helechos, herbivoría, formas de vida

El nivel de herbivoría sobre los helechos pertenecientes a diferentes formas de vida dentro de un bosque lluvioso tropical muestran que son ampliamente utilizados por los herbívoros. Sin embargo, se desconoce como este daño foliar se distribuye en los helechos según sus diferentes formas de vida. El objetivo de mi estudio fue determinar el grado de herbivoría sobre frondas de helechos de diferentes formas de vida en los estratos de vegetación de un bosque lluvioso tropical. Realicé este estudio en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Ubiqué los helechos terrestres, arbustos, arbóreos y epifitas en el sendero tres ríos STR. Luego colecté 30 frondas de cada tipo, haciendo un total de 120 de frondas de 60 plantas. Para medir el nivel de daño por herbivoría, a cada fronda se le asignó una categoría (0= frondas sin herbivoría, 1= frondas con herbivoría de 1-6% 2= frondas con herbivoría de 6-12%, 3= frondas con herbivoría de 12-25%, 4= frondas con herbivoría de 25-50%, 5= con frondas de 50-100%). Luego calculé el Índice de Herbivoría (IH), según Dirzo & Domínguez (1995) cuya formula es:  $IH = \sum (n_i \times i) / N$ , donde  $n_i$  es el número de hojas en la categoría  $i$ ,  $i$  = la categoría;  $N$  = es el número de frondas. Para evaluar el grado de herbivoría entre los tipos de helecho utilicé una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. El Índice de herbivoría fue mayor en los helechos epifitos, seguido de las terrestres, arbóreas y arbustos con 2.93, 2.87, 2.77 y 1.96 respectivamente. Sin embargo el porcentaje de herbivoría de los helechos entre las formas de vida ( $H = 0.52$ ,  $p = 0.92$ ). Los resultados sugieren que el grado de daño por herbivoría a las frondas no fue similar depende de las formas de vida de los helechos ya que estos están siendo igualmente defoliados. Por tanto, es incorrecto decir que los helechos son poco utilizados por los herbívoros.



**Fig. 1.** Porcentaje de herbivoría en frondas de helechos en cuatro formas de vidas

## Referencias

- Dirzo, R & C. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. Pp. 304-345. En: Bullock, S. H., Money, H. A. & Medina, E. (Eds) Seasonally dry tropical forest. Cambridge University Press.
- Hendrix, S. D., and J. R. Marquis. 1983. Herbivore Damage to Three Tropical Ferns. *Biotropica* 15(2):108-111.

## **EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE LUZ Y LA EDAD DE LAS HOJAS SOBRE LA HERBIVORÍA DE *Piper arieianum***

Horacio Ballina

**Resumen.** Determiné el efecto de la disponibilidad de luz y la edad de la hoja sobre la herbivoría de *Piper arieianum*. Estimé el porcentaje de herbivoría en hojas jóvenes y maduras de cinco individuos de *P. arieianum* en claros y seis de sotobosque. La herbivoría en las plantas de claros fueron similares en hojas jóvenes y adultas. Sin embargo, la herbivoría fue levemente mayor en las plantas de sotobosque, únicamente en las hojas maduras. Es posible que la disponibilidad de luz y la edad de la hoja podrían afectar los porcentajes de herbivoría de *P. arieianum*, resultados que apoyan la hipótesis del C/N.

**Palabras clave:** herbivoría, defensas químicas, *Piper arieianum*

### **Introducción**

Numerosos estudios han documentado los efectos negativos de la herbivoría de insectos sobre el crecimiento, reproducción y sobrevivencia de las plantas (Jackson y Bach 1999). Para disminuir el impacto de los herbívoros, las plantas poseen una variedad de mecanismos de defensa (Cornelissen y Fernandes 2001). Estas pueden ser divididas en químicas, como sustancias tóxicas, repelentes o que hacen indigeribles a los tejidos vegetales; y mecánicas, como espinas, tricomas, superficies duras y pegajosas (Becerra et al. 2001). A su vez las defensas químicas se dividen en cualitativas, formadas a base de nitrógeno, y cuantitativas, formadas a base de carbono (Feeny 1976; Rhoades y Cates 1976). Numerosos modelos han intentado explicar las defensas de las plantas, teniendo en cuenta diversos aspectos, como grupos funcionales de plantas y los factores abióticos que las influyen. Uno de los pocos modelos que explica las variaciones intra-específicas es la hipótesis del balance carbono/nitrógeno. Esta idea propone que el exceso en carbono o nitrógeno que demanda el crecimiento, es invertido en defensas basadas en carbono o nitrógeno (Bryant et al. 1983). Por ejemplo, en especies tropicales se ha documentado que la variación de la producción de defensas a base de carbono depende la luz (Coley y Kursar 1996). En este sentido, plantas en claros podrían producir defensas a base de carbono o estructurales, por el hecho de estar expuestas a la luz, y en consecuencia, poseer una mayor disponibilidad de carbono. *P. arieianum* posee defensas químicas a base de carbono (Marquis 1984) por lo cual es un buen modelo para poner a prueba esta hipótesis. Además, me propuse determinar el efecto de la edad de la hoja en la herbivoría, ya que por lo general las hojas más maduras en luz acumulan más defensas debido a que han estado más expuestas al sol. De esta manera, espero que la herbivoría sea mayor en hojas maduras que en jóvenes, y en estas dos, será mayor en sotobosque que en claros.

### **Materiales y métodos**

El experimento lo realicé en la Estación Biología La Selva ubicada en la provincia de Heredia, Costa Rica. Seleccioné seis individuos de *P. arieianum* en sotobosque y cinco en bordes de claro, con alturas entre 0.92 y 2.27 m. De cada individuo contabilicé el número de hojas totales y colecté dos hojas jóvenes y dos maduras. Como hoja joven definí las dos más cercanas al meristemo apical; y como madura, la que estuviera entre el 10° y 15° nudo desde las hojas seleccionadas como jóvenes.

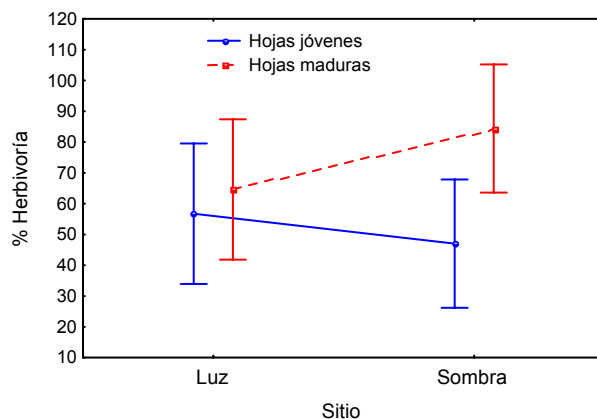
En el laboratorio medí el área foliar total de cada hoja con un medidor de área foliar (LI-3100., LI-COR Inc., Lincoln USA) para estimar el porcentaje de herbivoría. De estas hojas obtuve la biomasa seca a 85 °C durante 24 horas. A partir de los datos del área foliar total y la biomasa seca calculé el área foliar específica (SLA por sus siglas en inglés,  $\text{cm}^2\text{g}^{-1}$ ) para cada hoja y planta. Esto fue con la finalidad de analizar la relación del engrosamiento de las hojas como posibles defensas estructurales contra la herbivoría.

Realicé un análisis de varianza de dos vías para evaluar el efecto de la luz y la edad de las hojas sobre los porcentajes de herbivoría, así como una posible interacción de estos dos factores. Asimismo, realicé un análisis de covarianza para evaluar algún posible efecto del número de hojas de cada planta sobre la herbivoría. También realicé una prueba de T pareada para comparar la herbivoría entre las hojas jóvenes y maduras.

Finalmente realicé un análisis de regresión lineal para evaluar la relación entre el SLA y los porcentajes de herbivoría.

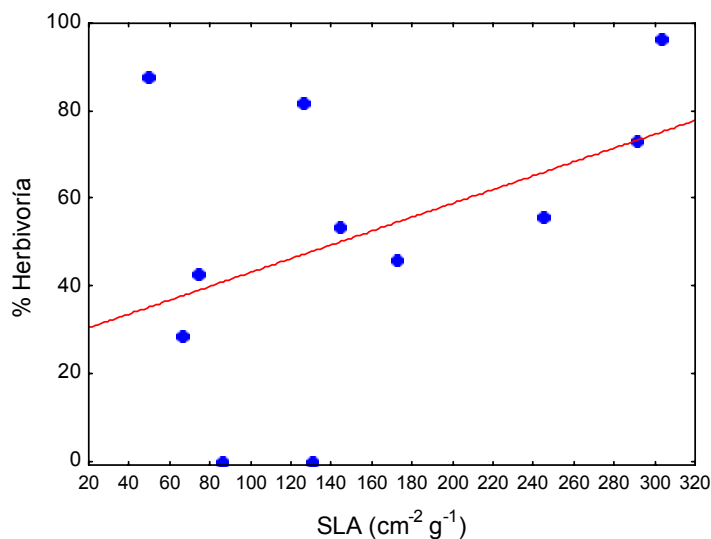
## Resultados

La herbivoría en plantas de sitios con luz y de sombra fue similar ( $F(1,40) = 0.21$ ,  $p = 0.64$ ). En contraste con las hojas maduras ( $F(1,40) = 4.3$ ,  $p = 0.04$ ). Pese a que la interacción entre los sitios y las edades de las hojas no fue significativa ( $F(1,40)=1.8$ ,  $p=0.17$ ) (Fig.1), en general las hojas maduras presentaron una tendencia a ser más dañadas en individuos ubicados a la sombra, que en luz.



**Fig 1.** Porcentajes de herbivoría en sitios con luz y sombra, en hojas jóvenes y maduras de *P. arifianum*.

Las hojas maduras en sombra presentaron el mayor porcentaje de herbivoría ( $84 \pm 3.9$ ) (T-pareada = 3, g.l. = 11,  $p = 0.01$ ). Asimismo, la variación en el número de hojas y alturas de las plantas, no afectó los niveles de herbivoría en las hojas bajo dosel ni en claros ( $F(1,19)=0.82$ ,  $p=0.35$ ). Sin embargo, al parecer estas variaciones sí influyen en la herbivoría de hojas jóvenes y maduras ( $F(1,19)=3.4$ ,  $p=0.07$ ). Por otra parte, la herbivoría disminuyó conforme el grosor de las hojas aumentó calculado a partir del SLA ( $R^2 = 0.18$ ,  $F = 2$   $p = 0.18$ ) (Fig 2).



**Fig 2.** Regresión lineal entre el área específica foliar y el porcentaje de herbivoría en *P. arieianum*.

## Discusión

Los porcentajes de herbivoría en las hojas jóvenes y maduras fueron similares en las plantas presentes en claros, pero las hojas maduras de las plantas ubicadas bajo dosel presentaron un porcentaje mayor de herbivoría. Las hojas de claros, presentaron menos herbivoría, posiblemente debido al hecho de estar más expuestas a la luz, y producir un exceso de carbono en sus hojas, que puede suponer producción de defensas a base de carbono (Bryant et al 1983). Sin embargo, para confirmar esta hipótesis deben de realizarse estudios para determinar si realmente ésta respuesta, es debido a la acumulación de este tipo de defensa. Por otra parte, la herbivoría observada en las hojas maduras bajo sotobosque, puede explicarse debido a la acumulación de daño (Barone y Coley 2002) y a la menor producción de defensas a base de carbono por la escasa exposición a la luz, fuente de carbono de la hoja. En tanto la herbivoría observada en hojas jóvenes de claros y de sotobosque, es muy similar, quizá debido al hecho de haber tenido poco tiempo para acumular defensas a base de carbono. Es válido señalar que mi experimento se basó en observaciones puntuales, es decir, el grado de herbivoría se cuantificó con base en una única colecta, método que subestima el herbivorismo, que de hecho se ha calculado entre un 38 y 60% (Coley 1982; Lowman 1984; Filip et al. 1995, citados en Barone y Coley 2002). Por lo tanto, para la realización de este tipo de estudios, se sugeriría realizarlo a través del tiempo, y, de esta manera obtener tasas más reales de herbivoría. En conclusión, mis resultados apoyan la hipótesis del balance C/N, debido a que los niveles de herbivoría, dependen en gran medida de la producción de defensas a base de carbono, mediada por la disponibilidad de luz y el tiempo de exposición de las hojas.

## Referencias

- Barone, J. and Coley, P. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. In: Guariguata, M. y Catan, G. (eds). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Editorial LUR, Cartago, Costa Rica. pp: 465- 492
- Bryant, J.P., Chapin, F.S. and D.R. Klein. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *OIKOS* 40: 357-368
- Coley, P. 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. In: Leigh, E., Rand, A. and Windsor, D. (eds). Ecology of a tropical forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes. Smithsonian Institution Press, USA. pp: 123-132
- Coley, P. and Kursar, T. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: Physiological constraints and ecological trade-offs. In: Mulkey, S., Chazdon, R. and Smith, A. (eds). Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, New York. pp: 305-336
- Cornelissen, T. and Fernandes, W. 2001. Defence, growth and nutrient allocation in the tropical shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae). *Austral Ecology* 26: 246-253
- Jackson, R. and C. Bach. 1999. Effects of herbivory on growth and survival of seedlings of a rainforest tree, *Alphitonia whitei* (Rhamnaceae). *Australian Journal Of Ecology* 24: 278-286
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Rec. Adv. Phytochem.* 10: 1-40
- Filip, V., Dirzo, R., Maas, J. and Sarukhan, J. 1995. Within and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica* 27: 78-86
- Lowman, M. 1984. An assesment of techniques for measuring herbivory: Is rainforest defoliation more intense than we thought?. *Biotropica* 16: 264-268
- Marquis, R. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-9
- Rhoades, D. and Cates, R. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Rec. Adv. Phytochem.* 10: 168-213

## EFFECTO DE LAS EPÍFILAS EN LA ESCOGENCIA DE HOJAS POR PARTE DE LA HORMIGA CORTADORA DE HOJAS *ATTA CEPHALOTES* EN UN BOSQUE TROPICAL LLUVIOSO

Alejandro Muñoz

**Resumen:** Evalué si el rechazo por parte de *Atta cephalotes* a las hojas que presentan epifilia se debe a un químico de protección que las epífilas pueden ofrecer a sus hojas hospederas. Ofrecí a las hormigas cinco tratamientos: hojas sin epífilas, hojas con epífilas, hojas sin epífilas impregnadas con extracto de epífilas, hojuelas de cereal impregnadas con extracto de epífilas y hojuelas de cereal como control. Las hojas con epífilas y el control presentaron la mayor cantidad de unidades introducidas en el hormiguero y el menor porcentaje de unidades desechadas. Esto sugiere que el rechazo por parte de *A. cephalotes* a las hojas que presentan epifilia está determinado por las sustancias químicas de las epífilas.

**Palabras Clave:** *Atta cephalotes*, epifilia, herbivoría

### Introducción

Las colonias del género *Atta* pueden utilizar hasta un 80% de las especies de plantas que crecen en su área (Rockwood 1976, Stevens 1991). Sin embargo, no todas las plantas empleadas son explotadas de la misma manera, y en la misma intensidad (Blanton y Ewel 1985) Las hojas cortadas, además de servir como sustrato del hongo que estas hormigas cultivan, les sirven de alimento (Stevens 1991). Las hormigas cortadoras de hojas poseen la capacidad de hacer distinciones muy sutiles en cuanto a la calidad de las hojas (Howard 1985). En general, *Atta cephalotes* parece preferir las hojas jóvenes a las hojas viejas (Littledyke y Cherrett 1978) hojas suaves a duras (Nichols-Orians y Schultz 1990), y las hojas de ambientes soleados a las hojas de sombra (Hubbell y Wiemer 1982). Algunos estudios, como los realizados por Howard (1988) han concluido que esta selección de hojas se relaciona principalmente con el contenido de metabolitos secundarios.

Un estudio realizado por Mueller y Wolf-Mueller (1991), sugiere que la presencia de epífilas es otro factor que influye sobre la escogencia de hojas por parte de esta especie. Las epífilas son comunidades de hepáticas foliosas, líquenes costrosos, bacterias de vida libre, algas y hongos que crecen en la superficie de las hojas, pero el principal componente estructural de estas comunidades está formado por las hepáticas foliosas de la familia Lejeuneaceae (Mueller y Wolf-Mueller 1991).

Se han propuesto dos razones principales que pueden influir sobre el rechazo de las hojas que presentan epifilia: protección estructural debido al aumento de esfuerzo de corte en el sitio de forrajeo y de procesamiento en el nido (Nichols-Orians y Schultz 1990) o protección química debido a la presencia de sustancias químicas dañinas para las hormigas o el hongo que cultivan (Howard 1987). Se sabe que las hepáticas son extremadamente ricas en terpenoides, y los líquenes contienen sustancias anti-fúngicas y que estas sustancias son tóxicas tanto para las hormigas como para el hongo que cultivan (Howard 1985). El objetivo de este trabajo es verificar si las epífilas poseen repelentes químicos para las hormigas.

### Métodos

Este trabajo lo llevé a cabo en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Localicé tres hormigueros de *Atta cephalotes* en la arboleda que rodea los laboratorios de la estación, y seguí los diferentes caminos de hormigas forrajeadoras para



establecer qué especies y árboles individuales estaban utilizando. De las especies utilizadas, laurel (*Cordia alliodora*, Boraginaceae), lagartillo (*Zanthoxylum panamense*, Rutaceae), una especie de *Pouteria* (Sapotaceae) y una especie de *Dendropanax* (Araliaceae), escogí la fruta de pan (*Artocarpus communis*, Moraceae) por ser el árbol que presentó la mayor cantidad de epífilas en sus hojas.

De este árbol seleccioné las 10 hojas que presentaron la mayor cobertura de epífilas. En el laboratorio examiné cada hoja, comparando la mitad derecha con la mitad izquierda, y eliminé las epífilas del lado que presentara el menor porcentaje de cobertura. Removí las epífilas de la lámina utilizando tul, y colecté los restos de epífilas en un frasco con aproximadamente 50 ml de agua destilada, obteniendo así un “extracto de epífilas”. La mitad de la hoja de la cual no removí las epífilas fue frotada suavemente con otro pedazo de tul por un tiempo similar al utilizado para limpiar la otra mitad.

A partir de estas hojas obtuve tres tratamientos: fragmentos con epífilas, fragmentos sin epífilas y fragmentos originalmente sin epífilas tratados con extracto. Corté los fragmentos de hoja utilizando un sacabocados, de forma que todos presentaran el mismo tamaño. Los fragmentos tratados con extracto los obtuve a partir de la mitad de la hoja a la que le removí las epífilas, y luego las sumergí por unos segundos en el extracto de epífilas.

Además de los tratamientos descritos, utilicé el cereal Choco Krispies de Kellog's para realizar dos tratamientos adicionales. El tratamiento control para el experimento consistió de hojuelas de este cereal, el cual es altamente atractivo para las hormigas y es preferido sobre cualquier otro. El tratamiento restante consistió de hojuelas tratadas con extracto, como un control del estímulo químico ejercido por las sustancias presentes en las epífilas. Para este tratamiento las hojuelas fueron tratadas de la misma manera indicada para los fragmentos de hoja.

Los cinco tratamientos fueron ofrecidos a las hormigas al mismo tiempo, colocando una unidad (fragmento de hoja u hojuela de cereal) de cada uno de forma transversal en el camino de forrajeo, a una distancia de 45 cm de la entrada al hormiguero. Una vez colocadas las cinco unidades, conté durante diez minutos el número de cada una que era removido por las hormigas, y para cada unidad removida si era introducida en el hormiguero o desechada antes de llegar a este. Repuse cada fragmento de hoja u hojuela de cereal removido con otra unidad del mismo tratamiento. Todos los fragmentos de hoja utilizados en un período de observación provenían de la misma hoja. Llevé a cabo 31 ensayos en tres hormigueros distintos, en sesiones de 3 a 5 observaciones consecutivas por hormiguero. Para cada nuevo período de observación cambié la posición de los cinco tratamientos.

Analicé la preferencia por uno u otro tratamiento calculando la proporción entre el total de unidades de cada tratamiento y el total de unidades del control que fueron introducidas en el hormiguero para cada período de observación. Con las proporciones obtenidas de esta manera realicé un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis. Comparé el número de unidades de cada tratamiento que fueron removidas contra las que fueron introducidas en el hormiguero mediante una prueba de chi cuadrado. Debido a que el 50% de los valores esperados tiene un valor menor a 5, la aplicación de esta prueba es exploratorio.

## Resultados

Los fragmentos de hoja sin epífilas fueron consumidos en una mayor proporción que los fragmentos tratados con extracto ( $H = 18.00$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 0,0004$ ,  $N = 100$ ). Los fragmentos tratados con extracto tuvieron consistentemente una baja aceptación, que se evidencia en el bajo valor de desviación estándar para este tratamiento. Aunque la proporción en que se consumieron los fragmentos de hojas sin epífilas, con epífilas y hojuelas de cereal tratadas con extracto no mostró diferencias significativas, se puede

notar una tendencia en la cual los fragmentos sin epífilas fueron consumidos en una mayor proporción (Fig. 1).

El número de fragmentos de hoja u hojuelas de cereal desechados por las hormigas fue menor en el caso del control y el tratamiento sin epífilas en comparación con el resto de los tratamientos ( $X^2 = 14.52$ ,  $gl = 4$ ,  $p = 0.006$ ) (Cuadro 1). Los fragmentos de hojas con epífilas y las hojuelas de cereal del control sólo fueron desechados en un 12% y 16% de las ocasiones respectivamente. Para el resto de los tratamientos, el porcentaje de desecho fue de un 50% a un 60%.

En por lo menos 6 de las 13 ocasiones en que se desecharon fragmentos de hojas, observé que estos eran llevados a una de las orillas del camino de forrajeo y depositados en el borde, junto a pedazos de hojas secas, pedazos de hojas cortadas por forrajeadoras y otros materiales recogidos del camino de forrajeo.

## Discusión

*Atta cephalotes* consumió mayoritariamente fragmentos sin epífilas y rechazó consistentemente los fragmentos tratados con extracto (Fig. 1). Esto indica que el consumo disminuye a medida que aumenta la cantidad de sustancias provenientes de epífilas en los tratamientos. En los tratamientos que involucran hojuelas de cereal, las hormigas consumieron en promedio más del triple de hojuelas control que hojuelas que fueron tratadas con extracto. Ambos resultados indican que *A. cephalotes* presenta una reacción de rechazo hacia los fragmentos que presentan sustancias químicas provenientes de las epífilas, y que el grado de rechazo se ve influenciado por la concentración de estas sustancias.

La misma tendencia se nota al comparar el número de fragmentos de hoja u hojuelas de cereal que fueron introducidos en el hormiguero con los desechados. Los fragmentos sin epífilas y las hojuelas de cereal del control mostraron el mayor número de remociones y el menor porcentaje de desecho (Cuadro 1). Estos resultados sugieren que el rechazo por parte de *A. cephalotes* a las hojas que presentan epifilia está determinado por las sustancias químicas.

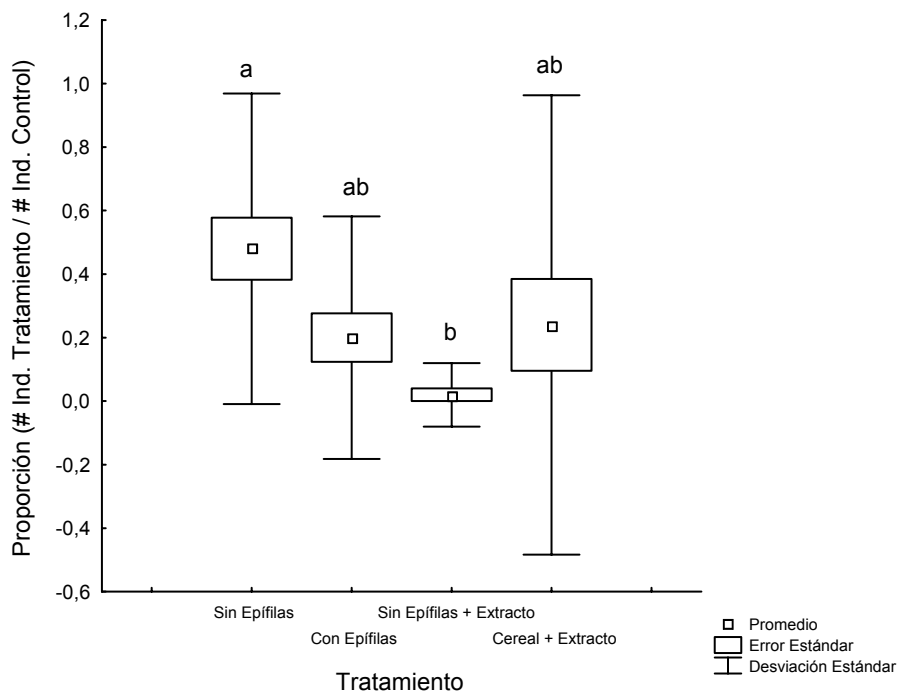
Este estudio no puede descartar a los factores mecánicos como posibles barreras contra las cortadoras de hojas. Sin embargo, varias observaciones realizadas durante el transcurso del estudio sugieren que el efecto químico tiene más influencia en el rechazo de hojas con epifilia: 1) Las hojas que *A. cephalotes* utiliza más frecuentemente son las hojas más jóvenes de las ramas superiores, que en general presentan bajas densidades de epifilia. 2) En los casos en que las hojas consumidas presentaban epifilia, las forrajeadoras por lo general no utilizaban las secciones con alta densidad de epífilas, o si estas no eran demasiado grandes, cortaban formando un círculo alrededor de ellas sin tocarlas, dejándolas en el centro del segmento cortado.

Las sustancias químicas que utilicé provenían de todas las epífilas presentes en las hojas utilizadas para obtener el extracto, así que no controlé la naturaleza ni la concentración de las sustancias utilizadas. Experimentos con sustancias específicas a concentraciones definidas podría revelar información más específica.

Dado que las sustancias químicas presentes en las epífilas inhiben la herbivoría de *Atta cephalotes* en su hoja hospedera, estos organismos podrían estar jugando un papel importante en los sistemas naturales al prevenir el ataque de los herbívoros en un gran número de especies de plantas.

## Referencias

- Blanton, C.M. y J.J. Ewel. 1985. Leaf-cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology*. 66:861-869.
- Howard, J.J. 1985. The effect of leaf characteristics on host plant selection by the leafcutting ant *Atta cephalotes* L. Dissertation. Ph.D. The University of Iowa, Iowa, USA. 185 p.
- Howard, J.J. 1987. Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, water, and secondary chemistry. *Ecology*. 68:503-515.
- Howard, J.J. 1988. Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology*. 69:250-260.
- Hubbell, S.P. y D.F. Wiemer. 1982. Host plant selection by an attine ant. En: Jaisson, P. (ed.). *Social insects in the tropics. Proceedings of the First International Symposium organized by the International Union for the Study of Social Insects and the Sociedad Mexicana de Entomología*. Cocoyoc, Morelos. MX. November 1980. Vol 2. p. 133-154.
- Littledyke, M. y J.M. Cherrett. 1976. Direct digestion of plant sap from cut leaves by the leaf-cutter ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich.) (Formicidae, Attini). *Bull. Ent. Res.* 66:205-217.
- Mueller, U. y B. Wolf-Mueller. 1991. Epiphyll deterrence to the leafcutter ant *Atta cephalotes*. *Oecologia*. 86:36-39.
- Nichols-Orians, C.M. y J.C. Schultz. 1990. Interactions among leaf toughness, chemistry, and harvesting by attine ants. *Ecological Entomology*. 15:311-320.
- Rockwood, L.L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology*. 57:48-61.
- Stevens, G.C. 1991. *Atta cephalotes* (Zompopa, Leaf-cutting ants). En: D.H. Janzen (ed.). *Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica*. Pp 701-703.



**Fig. 1.** Proporción de fragmentos de hoja u hojuelas de cereal introducidos en los hormigueros por *Atta cephalotes* para cada tratamiento. N = 25.

**Cuadro 1.** Número de fragmentos de hoja u hojuelas de cereal manipulados por *Atta cephalotes* para cada tratamiento.

Tratamiento	Removidos	Introducidos	Desechados
Control	25	22	3
Sin Epífilas	18	15	3
Con Epífilas	15	6	9
Sin Epífilas + Extracto	2	1	1
Cereal + Extracto	14	7	7
<b>Total</b>	<b>74</b>	<b>51</b>	<b>23</b>

## HORMIGAS JINETE DE *Atta cephalotes*: CUESTIÓN DE LIMPIEZA O ALGO MÁS?

Sandra Patricia Galeano M.

**Resumen.** En algunas especies de hormigas cortadoras de hojas, las obreras pequeñas “jinetes” viajan en fragmentos de hojas que transportan las obreras de mayor tamaño. Existe evidencia de que dichos “jinetes” protegen a las “obreras” del ataque de moscas fóridos. Sin embargo, se han propuesto otras posibles hipótesis de labores que pueden estar desempeñando estos pequeños trabajadores, como son la preparación y limpieza de las hojas y material que ingresa al nido. Posiblemente los jinetes también colaboren con el levantamiento de las hojas en las que viajan, cada vez que las obreras las dejen caer. Evalué las hipótesis de limpieza de hojas y “colaboración” con el levantamiento de hojas transportadas por las obreras. Seleccioné tres senderos de *Atta cephalotes* de tres nidos diferentes en la Estación Biológica La Selva para tal fin. No encontré diferencias en el número de partículas sólidas, hifas y microorganismos móviles de muestras de hojas transportadas por hormigas cerca del nido y cerca del árbol del que descendían. Tampoco encontré diferencias en el número de jinetes observado cerca del nido respecto al del árbol. La mayoría de los resultados obtenidos no apoyan la hipótesis de los jinetes como limpiadores de hojas, sin embargo algunas observaciones de comportamiento no permiten desechar la posibilidad de que desempeñan dicho papel en la colonia.

**Palabras clave:** *Atta cephalotes*, hifas, hormigas, jinetes

### Introducción

Las obreras de las hormigas cortadoras de hojas son uno de los grupos más polimórficos de los insectos sociales, con un amplio rango de tamaño corporal (Weber 1972 en Linksvayer *et. al* 2002). Estas obreras de diferentes tamaños, exhiben diferentes comportamientos, así en las especies del género *Atta* por ejemplo, las pequeñas atienden los jardines de hongos y cuidan las crías; las medianas forrajean, y las de mayor tamaño actúan como soldados (Linksvayer *et. al* 2002). Un comportamiento usualmente observado en los senderos de algunas hormigas cortadoras de hojas como *Atta cephalotes*, es el de pequeñas hormigas que viajan sobre los fragmentos de hojas cortados y transportados por las obreras, denominadas “jinetes”.

Se ha demostrado que una de las labores de los jinetes es defender a las obreras de ataques de moscas parasitoides de la familia Phoridae, que depositan sus huevos en la cabeza de los soldados (Roces & Holldobler 1995). Sin embargo, esta no parece ser la única labor que desempeñan, ya que estudios previos han demostrado variaciones en su conducta entre la noche y el día. Durante el día, se les ha observado con la cabeza levantada en posición de vigilancia, lo que se asocia con la presencia de fóridos cuya actividad es diurna, mientras que en la noche permanecen con su cabeza hacia abajo. Una de las hipótesis que se ha propuesto para explicar dicha conducta en los jinetes, es la de preparación (limpieza) de las hojas que entran al nido para alimentar el hongo que cultivan (Linksvayer *et. al* 2002). Otra de las hipótesis que propongo, es la de colaboración con el levantamiento de la hoja que transportan las obreras cuando ésta se cae. Evalué las hipótesis de limpieza de hojas y colaboración de jinetes, en tres senderos de *Atta cephalotes*, pertenecientes a tres nidos diferentes esperando que: a) Las hojas transportadas por hormigas cercanas al árbol, tuvieran un mayor número de partículas, hifas y microorganismos que las hojas transportadas cerca del nido; b) La proporción de hojas transportadas por obreras con jinetes fuera mayor cerca del árbol que cerca del nido; c) La conducta de “limpieza” fuera frecuente en los jinetes y d) Los

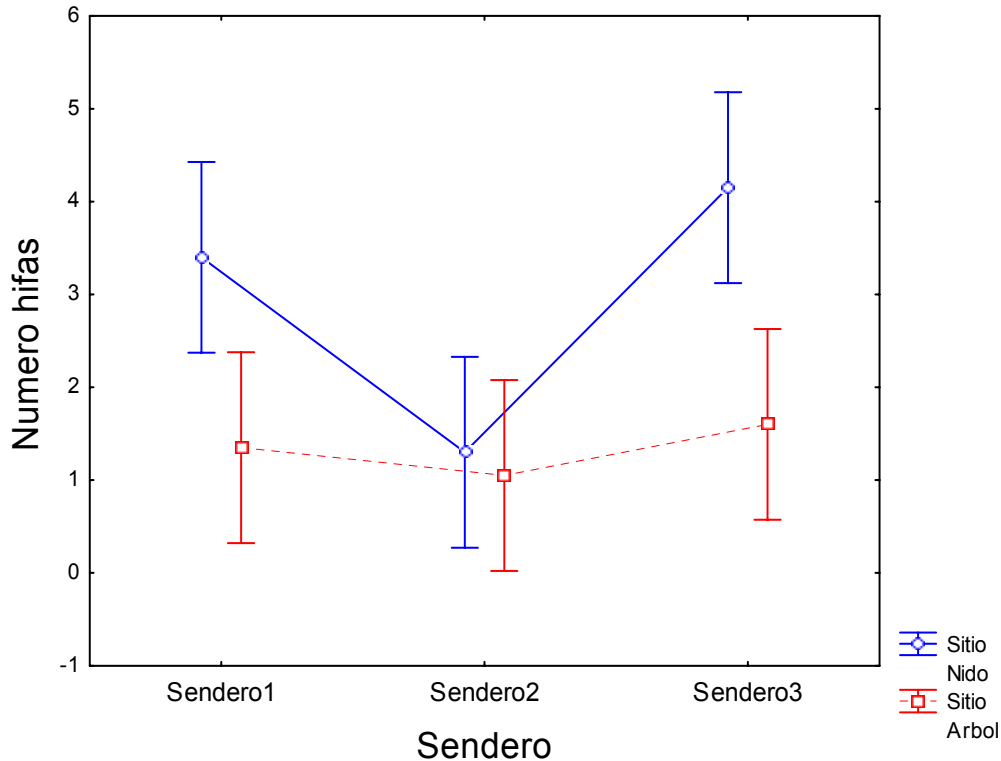
jinetes que descendieran de las hojas al suelo se dirigieran hacia el árbol; en el caso de que los jinetes estén colaborando con la limpieza y preparación de las hojas que entran al nido. En el caso de que la hipótesis de colaboración sea verdadera, los jinetes colaboraran con el levantamiento de las hojas que transportaran las obreras, cada vez que éstas la perdieran.

## Métodos

Ubiqué tres senderos de tres nidos de *Atta cephalotes*, en tres zonas de la Estación Biológica La Selva. En cada uno de los senderos inicialmente conté por cinco minutos el número de hojas transportadas por soldados que tenían hormigas jinete, tanto cerca del nido, como cerca del árbol del que bajaban. Durante este tiempo observé el comportamiento y actividad de los jinetes sobre la hoja y registré la dirección a la que se dirigían al bajarse de ella (hacia el árbol o hacia el nido). Consideré tres tipos de comportamiento: vigilancia, que consistió en la ubicación del individuo en un extremo del fragmento de la hoja con la cabeza levantada y las mandíbulas abiertas; "limpieza", que consistió en el individuo caminando por la hoja y pasando sus antenas por la superficie y "succión", que consistió en el "consumo" de la zona lateral del fragmento de la hoja. Para probar la hipótesis de colaboración, observé el comportamiento de las hormigas jinete en los accidentes naturales del sendero, al caer la hoja en la que viajaban y ocasionalmente tumbé las hojas de algunas obreras para observar si los jinetes colaboraban en levantar nuevamente la hoja. Adicionalmente, en cada uno de los senderos recogí 100 hojas de las transportadas por las obreras, tanto cerca del nido como del árbol del que descendían las hormigas, completando seis muestras. Sumergí cada una de las muestras de hojas en 6 ml de agua destilada con un poco de jabón líquido y coloqué las muestras agitador a 110 RMP por una hora y 45 minutos. Posteriormente agregué 0.2 gr de glucosa y centrifugué a velocidad media durante una hora. Eliminé el sobrenadante y teñí el precipitado con violeta, para observar la presencia de partículas sólidas, hifas y microorganismos móviles mayores a  $3 \mu$  en 20 campos visuales a 40X, para cada muestra. Evalué la existencia de diferencias en el número de partículas sólidas, hifas, microorganismos móviles y número de jinetes de los fragmentos de hojas cercanas a los nidos y a los árboles, utilizando ANOVA de una vía. Adicionalmente realicé una ANOVA factorial para comparar el número de hifas entre las hojas del nido y del árbol, y entre senderos. Por medio de un análisis de Kruskal-Wallis, compare el porcentaje de las conductas de los jinetes observados.

## Resultados

El número de hifas fue menor en los fragmentos de hojas transportadas por las obreras cercanas al árbol que cercanas al nido ( $F = 13.13$ ,  $p = 0.0004$ ), contrario a lo esperado. El número de hifas fue menor en uno de los senderos, tanto cerca como lejos del nido ( $F = 2.72$ ,  $p = 0.070$ ) (Fig. 1). Este sendero estaba ubicado en el bosque y fue muestreado a lo largo de un día lluvioso.



**Figura 1.** Número de hifas encontrado en fragmentos de hojas cercanas al árbol y al nido en tres senderos de *Atta cephalotes* de la Estación Biológica La Selva.

El número de partículas sólidas y el número de microorganismos móviles mayores de  $3\mu$  entre los fragmentos de hojas cercanas al nido y cercanas al árbol no mostró diferencias ( $F = 1.16$ ,  $p = 0.28$ ,  $F = 1.65$ ,  $p = 0.21$ ). Mientras que el número de jinetes en los fragmentos de hojas fue mayor cerca del nido que cerca del árbol, contrario a lo esperado ( $F = 1.16$ ,  $p = 0.28$ ). La conducta de los jinetes mas observada fue la de vigilancia, seguida por la de limpieza ( $H=131.5$   $p=0.000$ ).

No observé ningún patrón en la dirección que tomaron los jinetes al descender de las hojas transportadas por las obreras ya que de 42 individuos, el 50% se dirigió hacia el nido y el otro 50% hacia el árbol. Adicionalmente, al evaluar la hipótesis de colaboración observé que solo uno de los jinetes colaboró levantando la hoja cuando la obrera la perdió.

## Discusión

La presencia de un mayor número de hifas en los fragmentos de hojas cercanos al nido respecto al árbol, y la similitud encontrada en el número de partículas sólidas y de microorganismos móviles entre dichos sitios, sugieren que los jinetes no están cumpliendo una labor de limpieza de las hojas, al menos para estas categorías de “contaminantes”. El resultado encontrado para las hifas, que es contrario a lo que se esperaba, podría deberse a que los fragmentos de hojas transportados por los soldados se están contaminando a lo largo del camino. Otra posible explicación para dicho suceso podría ser la posibilidad de que los jinetes tengan hifas adheridas a su cuerpo que pueden estar cayendo sobre las hojas.

La presencia de un mayor número de jinetes sobre las hojas transportadas por obreras cerca del nido y no del árbol como se esperaba, puede relacionarse con la presencia de

fóridos común en la vegetación cercana al nido. Algunos resultados de experimentos previos de campo, han demostrado que las hormigas cortadoras de hojas ajustan su nivel de jinetes para acomodarse a los cambios diarios y mensuales en la abundancia de las moscas fóridos parasíticas (Feener & Moss 1990 en Roces & Holldobler 1995), lo que puede estar ocurriendo en este caso. De acuerdo con lo anterior, sería lógico esperar que los jinetes estuvieran en posición de vigilancia principalmente, tal y como ocurrió en este estudio.

Los jinetes no mostraron preferencia en la dirección que toman al descender de las hojas. Sin embargo, si tuvieron un comportamiento generalizado, que consistió en dedicar un tiempo a la limpieza de sus antenas y extremidades anteriores justo al descender.

La mayoría de los resultados aquí obtenidos, sugieren que los jinetes no cumplen una labor de preparación de las hojas próximas a entrar al nido, ni tampoco colaboran con el levantamiento de las hojas en las que viajan, sino que mas bien desempeñan principalmente la labor de vigilancia en las horas del día, tal y como lo proponen Linksvayer *et. al* (2002). Sin embargo, algunos comportamientos observados podrían sugerir que dicha labor si está siendo desempeñada, como por ejemplo la presencia de individuos limpiando y succionando la zona superficial y lateral de las hojas, como también el "ritual" de limpieza de sus cuerpos, posterior al descenso de la hoja en la que viajan.

## Referencias

Linksvayer, T.A., A. McCall, R. Jensen, C. Marshall, J. Miner & M. McKone. 2002. The function of hitchhiking behavior in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Biotrópica* 34(1):93-100.

Roces, F. & B. Holldobler. Vibrational communication between hitchhikers and foragers in leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 297-302.

Weber, N.A. 1972. Gardening ants, the attines. American Philosophical Society, Philadelphia, Pennsylvania.



## PATRONES ESPACIO-TEMPORALES DE OCUPACION DE DOMACIOS POR CUATRO ESPECIES DE HORMIGAS EN *Cordia alliodora* (Familia Borraginacea).

Mariana Munguía Carrara.

**Resumen.** En este estudio analicé el proceso de colonización, ocupación y sustitución de las especies de hormigas a lo largo del tiempo en su planta hospedera: *Cordia alliodora*. *Azteca pittieri* fue más frecuente que las demás especies en los nodos de diferente tamaño de plantas adultas y juveniles. Sin embargo, las plántulas presentaron cuatro especies de hormigas pero no presentaron una especie dominante. *Cephalotes* sp. tuvo dominancia en nodos pequeños y grandes de las plántulas. En general *A. pittieri* y *Cephalotes* sp. fué dominante en nodos pequeños de plantas adultas y nodos grandes de plantas juveniles. El tiempo de ocupación, colonización de las especies en la planta y la presencia de especies dominantes puede estar determinando el patrón de ocupación observado de las especies de hormigas en los domacios.

**Palabras clave:** *Azteca pittieri*, *Cordia alliodora*, competencia, domacios.

### Introducción

Típicamente, en las relaciones mutualistas planta-hormiga el habitante es una sola colonia de hormigas por planta la cual no permite el establecimiento de nuevas colonias (Stanton et al 2002). Sin embargo, *Cordia alliodora* presenta una característica única, ya que presenta múltiples hospederos simultáneos (Tillberg 1998). Esta característica permite el establecimiento tanto de especies mutualistas como de parásitas del mutualismo. *C. alliodora* produce domacios en los nodos del tallo (Yu & Pierce 1998) los cuales son formados por la planta antes de la ocupación por las hormigas (Tillberg 1998) y después son utilizados por éstas principalmente para anidar.

*Azteca pittieri* (Forel 1869) (Formicidae: Dolichoderinae) es el habitante dominante de los domacios en *C. alliodora*, el cual presenta polidomacia (ocupación varios domacios a la vez) y es específico de *C. alliodora*. Tillberg (1998) reportó además tres especies más en esta planta (*Crematogaster curvispinosa*, *Cephalotes setulifer* y *C. multispinosus*).

Las dos hormigas con mayor capacidad de defensa y comportamiento agresivo en la planta son *A. pittieri* y *C. curvispinosa*. Ambas especies utilizan insectos herbívoros como presas por lo que representa un beneficio para las plantas, sin embargo *Cephalotes* sp. no parece consumir herbívoros. En este sentido, *C. alliodora* mantiene un sistema donde existen dos especies mutualistas con la planta y además competidoras entre ellas tanto por los nodos como por el alimento; y otras especies parásitas (*C. setulifer* y *C. multispinosus*) que eventualmente sólo compiten por la ocupación de los nodos. En consecuencia podría existir en los domacios remplazo de especies a lo largo del tiempo. Así, las especies dominantes como *A. pittieri* predominaran en plantas adultas de *C. alliodora* debido a que estas han tenido mayor tiempo para ocuparla, por lo que se presentaran en mayor número de domacios que las demás especies de hormigas. Para determinar la colonización y sustitución de las hormigas en plantas de *C. alliodora*, cuantifiqué la frecuencia de las especies de hormigas en domacios en diferentes estadios de las plantas.

### Métodos

En los huertos experimentales ubicados en el sendero de los Tres ríos, dentro de la Estación Biológica La Selva, coseché nueve individuos de *C. alliodora* de diferentes alturas. Los individuos fueron discriminados según la altura en tres grupos:

Plántulas, 1 a 2 m, Juveniles, 2 a 3 m, y Adultos, 3 m de altura. Corté de 5 a 6 ramas de 3 individuos de cada categoría y medí el ancho y largo de los nodos para su clasificación (Grande: 23.3-32.4mm, Mediano: 15.4-18.6mm, Pequeño: 9.3-14.1mm). Corté los nodos e identifiqué en cada nodo la especie de hormiga que la habitaba, la categoría de tamaño de planta a la que perteneció. Realicé una prueba de  $\chi^2$  para comparar frecuencias de cada especie en los diferentes sitios (tanto nodos como plantas).

## Resultados

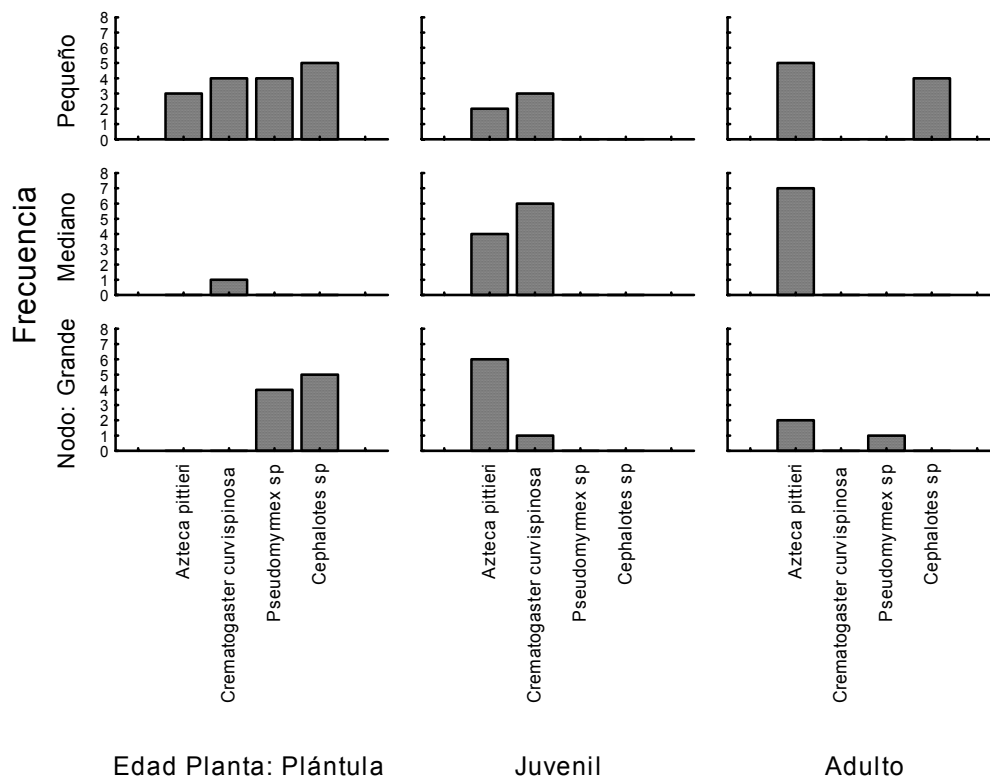
Del total de ramas que colecté, obtuve 26 nodos pequeños, 40 medianos y 49 grandes. De las cuáles 45 son de plántulas, 36 de juveniles y 34 de adultos de *C. alliodora*. Las especies que se registraron dentro de los domacios fueron 4, una de ellas (*Pseudomyrmex* sp.), la cuál no había sido reportada anteriormente como ocupante de *C. alliodora*. Las especies de *Cephalotes* no se pudieron identificar hasta especie.

En las **Plántulas**, los nodos pequeños fueron ocupados por las 4 especies de hormigas. Aunque *Cephalotes* sp. estuvo presente en mayor número de nodos que las demás especies de hormigas, en general la frecuencia de ocupación fue similar para todas, por lo que no hubo dominancia de alguna de ellas sobre las demás. La frecuencia de ocupación de las especies de hormigas en nodos medianos fue baja (sólo una especie presente: *C. curvispinosa*), mientras los nodos grandes estuvieron habitados solamente por *Pseudomyrmex* sp. y *Cephalotes* sp.

Por otro lado, en las plantas **Juveniles** encontré dos especies, *A. pittieri* y *C. curvispinosa*, ocupando los tres tipos de nodos. Sin embargo la frecuencia de ocupación de *C. curvispinosa* fue mayor que *A. pittieri* en los nodos pequeños y medianos, por lo que en general *C. curvispinosa* domina sobre *A. pittieri* para esta categoría de edad de la planta.

En las plantas **Adultas**, *A. pittieri* domina en los tres tamaños de nodo. En general *A. pittieri* y *Cephalotes* sp. dominaron en nodos pequeños de plantas adultas y nodos grandes de plantas juveniles. Por otro lado, *Cephalotes* sp. presentó dominancia en nodos pequeños y grandes de las plántulas.

Al comparar las frecuencias de ocupación que cada especie tuvo en los diferentes sitios (tipos de nodos y edad de plantas), *A. pittieri* presentó la mayor frecuencia de ocupación, tanto entre nodos de diferente tamaño como entre plantas de diferente edad, que las demás especies (Tabla 1).



**Fig 1.** Frecuencia de ocupación de las cuatro especies de hormigas en diferentes tamaños de nodo y diferente edad de la planta.

**Tabla 1.** Frecuencia de uso de los tipos de nodos y la edad de la planta por especies de hormigas.

Especies	X <sup>2</sup>	gl	p
<i>Azteca pittieri</i>	0.50	4	0.03
<i>Crematogaster curvispinosa</i>	3.43	1	0.18
<i>Pseudomyrmex sp.</i>	0.90	1	0.34
<i>Cephalotes sp.</i>	3.11	1	0.07

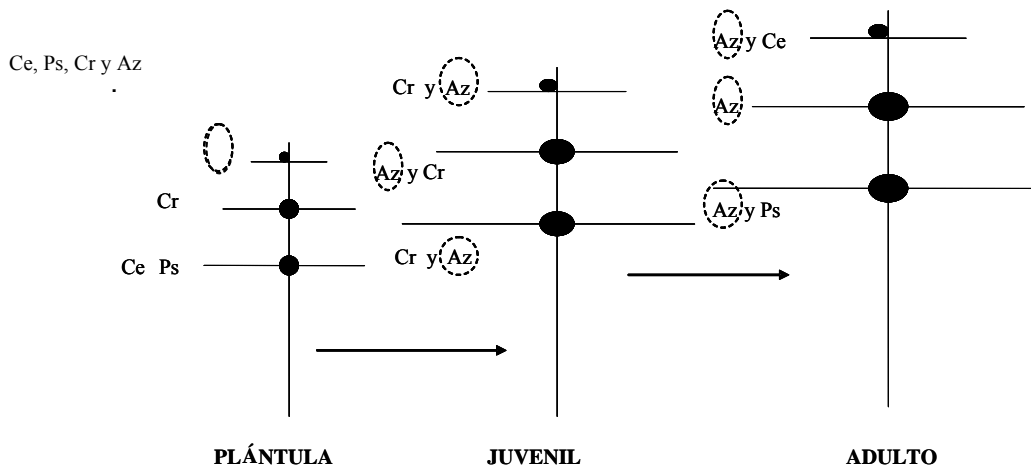
## Discusión

En general, encontré evidencias de dominancia; la dominancia fue relevante en *A. pittieri* ya que destacó en frecuencia de ocupación sobre las demás especies tanto en los nodos de diferente tamaño como en plantas de distinta edad. A escala espacial, *A. pittieri* y *Cephalotes sp.* dominaron en nodos pequeños de plantas adultas y nodos grandes de plantas juveniles, si los nodos son un recurso limitante podría sugerir la posibilidad de competencia entre estas dos especies, al menos en esos nodos y a esa edad de la planta. Por otro lado, *Cephalotes sp.* fue la especie dominante en nodos pequeños y grandes de las plántulas sobre las otras especies, esto, aunado a que *A. pittieri* fue dominante en los mismos tamaños de nodos pero en plantas juveniles y adultas, se puede inferir un remplazo de especies temporal (*Cephalotes sp.* por *A. pittieri*) que habría en una misma planta en estos nodos. A diferencia de *A. pittieri*, *C. curvispinosa* y *Pseudomyrmex sp.* que han sido consideradas como dominantes,

*Cephalotes* sp. es una especie que no ataca a otras hormigas y presenta una defensa de bloqueo de las entradas de los domacios (con sus cabezas) que impiden la invasión por otras especies al domacio protegiendo sus nidos dentro de ellos. *Cephalotes* sp. estuvo presente en nodos pequeños y grandes en las plántulas, si el tamaño del agujero de la entrada del domacio esta siendo determinado por la planta (es decir la planta ya lo tiene preformado), y conforme crece la planta, crece el tamaño del agujero, entonces puede ser que la *Cephalotes* sp. ocupe nodos grandes en plántulas y entonces estén ausentes en nodos de plantas juveniles y adultas. Sin embargo, se encuentran en los nodos pequeños de las plantas adultas donde quizá el tamaño de este hueco todavía lo pueda bloquear, pero entonces, porqué no se encuentra en ningún nodo de las plantas juveniles. Otra razón que descartaría la posibilidad anterior, podría ser que la presencia de las *Cephalotes* spp. dependa de que las *Cephalotes* spp. lleguen a los nodos cuando otras especies ya hallan invadido los nodos disponibles para *Cephalotes* spp.

*C. curvispinosa* estuvo presente en la plántula alojándose principalmente en nódulos pequeños, más tarde en estado juvenil, también invadió domacios medianos y grandes. Sin embargo, en plantas adultas esta especie de hormiga esta ausente, por lo que parece ser que aquellas especies que abundan la están excluyendo en este estadio, específicamente *Cephalotes* sp. y *A. pittieri* en nodos pequeños y medianos y *A. pittieri* en nodos pequeños y medianos.

La baja frecuencia de las especies no dominantes (principalmente en la edad juvenil y adulto), nos podría dar indicios de que estas especies están abandonando la planta por presión de las *A. pittieri*, aunque habría que probarlo.



**Fig 2.** Esquema sobre el proceso de invasión de *Cordia alliodora*. por las especies de hormigas que fue observado indirectamente (mediante un estudio horizontal) en los diferentes estadios de plantas y tamaños de nodos (círculos negros mostrados en cada esquema de planta, de abajo hacia arriba: pequeños, medianos y grandes). Las líneas punteadas destacan la especie dominante (*A. pittieri*). Y el orden en que están las especies en cada plántula y nodo representa la frecuencia con la que se encuentran. (Az= *A. pittieri*, Ce= *Cephalotes* spp., Cr = *C. curvispinosa*, Ps=*Pseudomyrmex* sp.).

Cabe destacar, que la presencia de cuatro especies de hormigas en las plántulas y la ocupación de sólo dos especies en las plantas adultas sugiere un proceso de colonización que depende de los estadios de la planta donde, en una primera etapa, las hormigas llegan a las plántulas deshabitadas, facilitando el establecimiento de una gran cantidad de especies. Sería interesante conocer la preferencia de cada una de las especies por el tipo de nodo o estadio de plantas, aunque por mis resultados se podría decir que sólo *Pseudomyrmex* sp. y *Cephalotes* sp. tienen preferencia por los nodos grandes y en general todas las especies por nodos pequeños. El proceso de colonización y sustitución de especies en *C. alliodora* puede ser dependiente de las circunstancias espaciales y temporales del sitio donde habita la planta hospedero y la abundancia de cada una de las especies de hormigas.

### Referencias

- Tillberg, Ch. V. 1998. The evolution and ecology of an ant-plant symbiosis. Tesis doctoral. University of Kansas.
- Stanton, M. L. T.M. Palmer, y T.P. Young . 2002. Competition colonization trade offs in a guild of African/Acacia ants. *Ecological monographs*. 72: 347-363.
- Yu, D. W. & N. E. Pierce. 1998. A castration parasite of an ant – plant mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 265: 275-282.

## INTERACCIONES MÚLTIPLES: EL CASO DE *CORDIA ALLIODORA*, HORMIGAS, HOMÓPTEROS Y PARASITOIDES.

Adriana López Villalobos

**Resumen.** Evalué la interacción de 2 especies de homópteros de la familia *Coccidae* y *Pseudococcidae* con las 4 especies de hormigas que encontré en los nodos de *Cordia alliodora* (*Azteca pittieri*, *Crematogaster curvispinosa*, *Cephalotes* sp y *Pseudomyrmex* sp). Así mismo quería saber si la presencia de coccidos estaba influenciado el grado de parasitismo en pseudococidos. Encontré que la distribución de las especies de hormigas en los diferentes nodos responde a un patrón de sucesión temporal producto de la dominancia de *Azteca pittieri* y *Pseudomyrmex* sp en nodos grandes, de *Crematogaster curvispinosa* en nodos medianos y *Cephalotes* sp. en nodos pequeños. El número de coccidos y pseudococidos encontrados entre los nodos de *C. alliodora* es resultado de una combinación de factores como el tamaño del nodo, características intrínsecas de las especies que los habitan y el uso del recurso alimenticio.

**Palabras clave:** *Azteca pittieri*, *Cordia alliodora*, Coccidos, *Crematogaster curvispinosa*, *Cephalotes* sp., Pseudococidos

### Introducción

Las plantas y las hormigas a lo largo de su historia evolutiva han desarrollado sistemas de recompensas y servicios resultando en variadas y complejas interacciones mutualistas. Una presión de selección importante en la dirección de estas interacciones es la herbivoría. Varias especies de hormigas aprovechan estructuras huecas conocidas como “domacios” para hacer sus nidos y a cambio defienden a la planta directamente de herbívoros o competencia con otras plantas. Se sugiere que el desarrollo de domacios es una adaptación a la ocupación por hormigas mirmecofilas que juegan un papel muy importante en la protección contra herbivoría. (Herrera et al 2002). Las hormigas a su vez protegen a otros insectos, principalmente homópteros succionadores que secretan sustancias azucaradas que proporcionan alimento a las hormigas y estas en cambio, los protegen de depredadores y parásitos dentro de sus nidos. Los homópteros penetran en el sistema vascular de las plantas y se piensa que esto provoca en la planta enfermedades virales. Sin embargo si la protección a la planta es mayor que el daño causado por los homópteros, entonces se establece un mutualismo indirecto con beneficios para las hormigas, los homópteros y la planta hospedera (Tillberg 1998).

*Cordia alliodora* (Boraginaceae) es una de las plantas que presentan este sistema de múltiples hospederos simultáneos (Tillberg 1998). Además de ofrecer albergue a las hormigas en cavidades del tallo conocidas como domacios, alberga a homópteros de la familia *Pseudococcidae* que producen alimento para las cuatro especies de hormigas encontradas en esta planta (*Azteca pittieri*, *Crematogaster curvispinosa*, *Cephalotes setulifer* y *Cephalotes multispinosus*). Se conoce también otro homóptero (*Coccidae* sp) de mayor tamaño que posee una cubierta quitinosa y que vive en los domacios de *C. alliodora* sin producir ninguna recompensa para la hormiga o la planta. Se sabe que este sistema de múltiples interacciones es además susceptible a la invasión de un parasitoides (himenóptera) que oviposita en los homópteros. La larva se desarrolla y crece dentro del homóptero alimentándose de él. Cuando el adulto está a punto de emerger, produce en los pseudococidos un caparazón dejando el cuerpo del hospedero momificado. Quise indagar en este sistema de interacciones múltiples desde el punto de vista de las hormigas y los homópteros. Me interesaba entender los patrones de distribución de las especies de hormigas en los distintos tamaños de nodos y su papel

como protectoras los pseudococcidos. Dado que observe que la cantidad de cocidos y pseudococcidos vivos y muerto variaba mucho entre nodos me pregunte, si es posible que exista competencia entre los de homópteros y si sería posible que los coccidos podrían servir a las hormigas como cebo para disminuir el parasitismo de los pseudococcidos.

## Métodos

Seleccioné 8 árboles de *C. alliodora* de distintos tamaños y tome muestras de ramas y en caso de los juveniles del tallo central. Realicé la siguiente clasificación de los entrenudos en base al tamaño: chico (9 a 15 mm), mediano (16 a 23 mm) y grande (24 a 33 mm). Anote si había hormigas en los domacios la actividad de la colonia e identifique la especie residente. Determine el estado (vivo, muerto o momia) y la especie de homóptero y registre el número de individuos de cada especie en los domacios.

## Resultados

*Azteca pittieri* fue la especie de hormiga más abundante de lo esperado en nodos medianos y grandes, mientras que *Pseudomyrmex* sp solo fue abundante en nodos grandes. *Crematogaster curvispinosa* ocupa principalmente nodos medianos y *Cephalotes* sp. nodos pequeños. ( $X^2 = 20.9$ , g.l. = 5,  $p < 0.001$ ), (Tabla 1).

**Tabla 1.** Abundancia observada y esperada de cada una de las especies de hormigas muestreadas en los distintos tipos de nodos.

NODOS	<i>Azteca pittieri</i>		<i>Crematogaster curvispinosa</i>		<i>Pseudomyrmex</i> sp.		<i>Cephalotes</i> sp.	
	Obs	Esp	Obs	Esp	Obs	Esp	Obs	Esp
Pequeño	10	12,9	7	6,4	4	3,9	9	4,3
Mediano	12	10,5	7	5,3	0	3,2	0	3,5
Grande	9	6,6	1	3,3	5	2,0	1	2,2

Encontré que en los nidos de *Azteca pittieri*, *Crematogaster curvispinosa* y *Pseudomyrmex* sp. los cocidos fueron mas abundantes de lo esperado, mientras que los Pseudococcidos estuvieron con mas frecuencia en los nidos de *Cephalotes* sp. y en los nodos vacíos.

**Tabla 2.** Abundancia observada y esperada de coccidos y pseudococcidos en los nodos vacíos y ocupados por las distintas especies de hormigas.

spp de hormiga	Coccidos totales		Pseudococcidos totales	
	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.
<i>Azteca pittieri</i>	233	207.83	93	118.17
<i>Cephalota</i> sp	8	39.53	54	22.47
<i>Crematogaster curvispinosa</i>	20	16.58	6	9.42
<i>Pseudomyrmex</i>	30	22.31	5	12.69
Vacio	59	63.75	41	36.25

Los nodos de *Azteca pittieri* y los nodos vacíos tuvieron mas Cocidos vivos, mientras que los nodos de *Pseudomyrmex* sp. y *Crematogaster curvispinosa* presentaron la mayor cantidad de cocidos muertos.

**Tabla 3.** Abundancia observada y esperada de cocidos muertos y vivos en los nodos vacíos y los ocupados por las distintas especies de hormigas.

spp de hormiga	Coccidos muertos		Coccidos vivos	
	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.
<i>Azteca pittieri</i>	66	69.23	167	163.77
<i>Cephalotes</i> sp.	2	2.38	6	5.62
<i>Crematogaster curvispinosa</i>	7	5.94	13	14.06
<i>Pseudomyrmex</i>	21	8.91	9	21.09
Vacío	8	17.53	51	41.47

La mayoría de los pseudococidos vivos estuvieron en los nodos de *Azteca pittieri* y *Cephalotes* sp. La cantidad de momias observadas fue mayor solo en los nodos vacíos.

**Tabla 4.** Abundancia observada y esperada de momias de pseudococidae e individuos vivos en nodos vacíos y ocupados por las distintas especies de hormigas.

spp de hormiga	Pseudococcidos muertos (momias)		Pseudococidae vivos	
	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.
<i>Azteca pittieri</i>	0	6.08	93	86.92
<i>Cephalotes</i> sp.	1	3.53	53	50.47
<i>Crematogaster</i>	3	0.39	3	5.61
<i>Pseudomyrmex</i>	1	0.33	4	4.67
Vacío	8	2.68	33	38.32

## Discusión.

Las planta de *C. alliodora* son habitadas por múltiples especies de hormigas que parecen estar asociadas al tamaño de los nodos. Varios estudios han demostrado que existe fuerte competencia por domacios entre distintas especies de hormigas (Davidson & McKey 1993; Fonseca y Gande 1996 en Herrera 2002). Muchas hormigas tienen la capacidad de cambiar sus sitios de anidamiento cuando estos son efímeros o se vuelven pequeños e inapropiados para el desarrollo de las colonias (Choe 1997). La presencia de *A. pittieri* y *Pseudomyrmex* sp. en nodos grandes, *Cephalotes* sp en pequeños y el traslape de las dos primeras especies con *Crematogaster curvispinosa*, en nodos medianos, sugiere un patrón temporal de sucesión en la ocupación de nodos en *C. alliodora* ya sea por necesidad de expansión de la colonia o por exclusión competitiva. El éxito en la ocupación de los nodos es resultado de una serie de rasgos como el tamaño físico, los mecanismos de ataque y defensa de las hormigas, la tasa de crecimiento de la colonia así como la abundancia de los diferentes tamaños de domacios (Herrera 2002). Las colonias de *A. Pittieri*, tienen una tasa de crecimiento rápida y presentan comportamiento agresivo incluso entre colonias de su propia especie, mientras que *Cephalotes* sp, a pesar que es de mayor tamaño, es pasiva y su morfología sugiere adaptaciones enfocadas más a la de defensa que al ataque (Medeiros y Delabie 1991). *Crematogaster curvispinosa* es buen competidor en nodos medianos y pequeños pero aunque parece que esta más asociado a los nodos medianos.



Existe evidencia de que algunas especies de homópteros compiten por la atención de las hormigas (Fernández 2003). La mayor abundancia de coccidos vivos en domacios vacíos y aquellos ocupados por *Azteca pittieri* y *Pseudomyrmex* sugiere que estos son competitivamente más exitosos que los pseudocóccidos tanto por el espacio como por la protección que les brindan las hormigas en nodos grandes. Los adultos de los coccidos son más grandes que los pseudococcidos y es probable que los primeros desplacen a los segundos o bien que las hormigas estén comiéndose a los pseudococcidos como método de control poblacional y al mismo tiempo obteniendo proteínas. Las hormigas están permitiendo la coexistencia de ambos homópteros a pesar de que el número de hormigas en los nodos grandes es mayor que en los pequeños. Quizás la cantidad de pseudococcidos que necesitan para alimentarse *Azteca pittieri* y *Pseudomyrmex* en comparación con *Cephalotes* sp. es menor. Lo cual también explica que la presencia de más pseudocóccidos para cubrir las necesidades alimenticias de *Cephalota* sp.

Otra alternativa sería que las hormigas conserven a los coccidos vivos aunque estos no produzcan sustancias azucaradas, porque sirven como cebo para los parasitoides. Con esto, las hormigas cuidan su recurso alimenticio, protegiendo a los pseudococcidos del parasitismo. Esto se ve reflejado en el bajo número de momias en nidos con más coccidos totales.

La gran cantidad de pseudococcidos vivos y una sola momia en los domacios de *Cephalotes* sp. refleja que el parasitismo de pseudococcidos en nodos chicos es casi nulo. Estas hormigas pueden estar utilizando otra estrategia para evitar el parasitismo de sus pseudococcidos que no implica sacrificar el recurso limitante. De esta manera a las hormigas no les conviene permitir el establecimiento de muchos coccidos porque el espacio de los nodos es reducido e impide el crecimiento de la colonia. En este sentido, el tamaño y el espacio disponible en los nodos de *Cephalotes* sp determina la cantidad de homópteros que pueden habitarlo. Quizás la morfología de los soldados de *Cephalotes* sp les permiten ser lo suficientemente eficientes cubriendo la entrada del domacio e impidiendo que las avispas ovipositen en pseudococcidae.

## Referencias

Andrew J. Beatti y Lesley Hughes 2002. Ant -plant interactions en Plant- Animal interaction An evolutionary Approach. Herrera Carlos M y Pellmyr O. B. Science USA.

Choe C. y Bernard J. Crespi 1997. Social Behavior in insects and Arachnids. Press Cambridge, U.K.

Fernández F (ed.). 2003. Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de recursos biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.

Tillberg, Ch. V. 1998. The evolution and ecology of an ant-plant symbiosis. Tesis doctoral. University of Kansas.

## Nota Corta

### **AZTECA SP COMO POSIBLE CONSUMIDOR DE INSECTOS Y SU IMPLICACIÓN PARA LA RELACIÓN CON SU PLANTA HOSPEDERA (*Cecropia obtusifolia*)**

Diego A. Cadenas M.

**Palabras clave:** *Azteca*, *Cecropia Obtusifolia*, mutualismo

La asociación entre hormigas del género *Azteca* y plantas de *Cecropias* son un ejemplo clásico de mutualismo en el que las hormigas reciben de las plantas refugio y alimento (cuerpos Mullerianos) y la planta recibe protección contra los herbívoros. (Fernández 2003).

Las hormigas del género *Azteca* pertenecen a la subfamilia Dolichoderinae y tienen alrededor 130 especies en el neotropico. Holldobler y Wilson (1990) proponen que estas hormigas se alimentan únicamente de los recursos ofrecidos por la planta hospedero y las excretas de un homóptero (Seudococcidae) fitófago que convive en las colonias de *Azteca* sp. Sin embargo, el uso de isótopos naturales de nitrógeno y carbono demostraron que la relación *Cecropia*-*Azteca* no es tan reciproca como se suponía, ya que la hormiga obtiene de la planta apenas el 18,5 % del Carbono necesario, mientras que la planta obtiene de la hormiga el 98 % del nitrógeno que utiliza (Sagers *et al.* 2000). Estos resultados sugieren que las hormigas no solo consumen productos derivados de *Cecropia* sino que también pueden alimentarse de otros invertebrados e introducirlos dentro de la planta, lo que explicaría el origen de carbono en *Azteca* y el exceso de nitrógeno en *Cecropia*. No obstante, falta evaluar si esto ocurre en todos los casos, Por esta razón, evalué el sí *Azteca* introducía, para su consumo, invertebrados dentro del tallo de *Cecropia obtusifolia*.

En el sendero Arriera-Zompopa de la estación Biológica la Selva. Costa Rica, seleccioné dos árboles jóvenes de *Cecropia obtusifolia* de aproximadamente 3 metros de altura con colonias de hormigas (*Azteca* sp). En cada árbol coloqué cadáveres de insectos (termitas obreras, homópteros y dípteros sacrificados a baja temperatura) sobre la corteza de *Cecropia* y a dos distancias del prostoma (5 cm y 15 cm). Para probar si las hormigas introducen en la planta alimento suministrado artificialmente, se ofrecieron cuerpos Mullerianos. Para descartar que rechacen los insectos por sus feromonas, se ofrecieron cuerpos Mullerianos impregnados previamente con macerados de termitas.

En las dos distancias al prostoma y en cada planta, se colocaron las posibles presas, suministradas una cada vez hasta completar 10 termitas, 5 homópteros, 5 dípteros y 10 cuerpos Mullerianos. En cada planta este procedimiento se repitió en dos prostomas y al final contabilicé la frecuencia con la que las hormigas rechazaron o introdujeron cada presa dentro de la planta a través del prostoma.

Los cadáveres de insectos ofrecidos a dos distancias del prostoma y en ambas plantas no fueron introducidas dentro de *Cecropia*, por el contrario las obreras expulsaron del tallo a las posibles presas. Mientras que en todos los casos los cuerpos Mullerianos, aun los impregnados con jugo de termita, fueron introducidos dentro de la *Cecropia*.

En este trabajo encontré que las hormigas *Azteca* no introducen insectos en *C. obtusifolia*. Sin embargo, sería importante repetir este experimento con más plantas y colonias de hormigas, ya que pueden existir diferencias entre colonias. Por otro lado, no descarto la posibilidad que las hormigas consuman solo insectos encontrados en el suelo y no en el tallo de *Cecropia*.

Los resultados me permiten inferir que *C. obtusifolia* cubre los requerimientos nutricionales de *Azteca* sp., pero el hecho de haber conseguido en observaciones preliminares restos de termita en los basureros de *Azteca*, sugiere que esta hormiga

podiera consumir insectos en un periodo de tiempo en el que la planta por condiciones de estrés no logra cubrir sus requerimientos y ofrecer cuerpos Mullerinos, por lo que es necesario realizar este experimento bajo distintas condiciones de estrés para la planta.

### **Referencias**

Holldobler, B. y Wilson, E. 1990. *The Ants*. Pp 1-713 Harvard University Press  
Cambridg, Massachusetts

Kaspari, M. 2003. Introducción a la ecología de las hormigas. Pp. 97-112. En F. Fernández (Ed.). *Introducción a las hormigas de la región*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.

Sagers, C.L., S.M. Ginger, y R.D. Evans. 2000. Carbon and nitrogen isotopes trace nutrient exchange in an ant-plant mutualism. *Oecologia* 123:582-586.

## Nota corta

### LAS AGALLAS DE LA SELVA: DIFERENCIAS EN LA POSICIÓN DE AGALLAS EN LA HOJA DE *ZYGIA LONGIFOLIA* (FABACEA).

Carlos L. Vinueza

**Palabras clave:** Agallas, Cecidomyiidae, Eurytomidae, *Zygia*

La habilidad de formar agallas es un hábito de vida común en varios grupos de insectos (Saber et al. 2000). Existen alrededor de 13000 especies de insectos considerados formadores de agallas, que al ovipositar sobre la planta induce a esta a formar tejido. Dado que la supervivencia del galígeno depende del tejido de la agalla la elección de un sitio apropiado para inducir las agallas es vital para su adecuación (Sitch et al. 1988). Muchas larvas de Eurytomidae son formadores de agallas (Hanson & Gauld 1995), así como Cecidomyiidae (Hanson com. pers. 2005).

La inducción de las agallas puede ser dada en cualquier parte de la planta hospedera, su forma y ubicación varía según el tipo de insecto que la produzca. La diferencia morfológica entre las agallas de las dos familias (*Cecidomyiidae* y *Eurytoma*) en *Zygia longifolia* es muy notable. En este estudio comparé la ubicación de las agallas en los folíolos de *Z. longifolia*, que son inducidas por dos órdenes diferentes (Dípteros e Himenópteros), para conocer si existe una diferencia en la ubicación de la inducción.

El trabajo lo realicé en la Estación Biológica La Selva, ubicada en la provincia de Heredia, en Costa Rica durante el mes de Febrero. Recolecté hojas de *Zygia longifolia* que se encontraban hasta los 4 metros de altura en 4 árboles cerca de la orilla del río Puertoviejo. En el laboratorio dividí los folíolos de las hojas en: 1) Haz y envés, 2) Arriba y abajo, donde arriba significa la mitad derecha cortada imaginariamente por el raquis del folíolo y abajo la parte izquierda restante, 3) Posición I, II y III, donde I era la parte basal del folíolo, II la parte media del folíolo y III la parte apical del folíolo. La división fue siempre tomando en cuenta que la posición del pecíolo esté a la derecha y el haz mirando hacia arriba. Localicé todas las agallas en forma de T o esféricas que encontré en los folíolos, posteriormente medí cada agalla esférica encontrada y anoté en que posición se encontraba de acuerdo a las divisiones de la hoja arriba mencionadas.

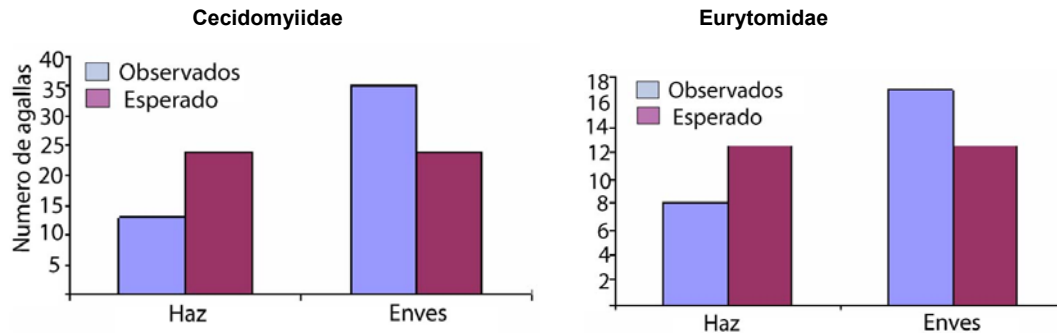
Tanto las agallas de Cecidomyiidae como las de Eurytomidae tienden a estar ubicadas en el envés de la hoja ( $X^2 = 3.24$ ;  $p = 0.07$ , Fig. 1); ( $X^2 = 10.08$ ;  $p = 0.001$ , Fig. 1) respectivamente. Por otro lado las agallas de Cecidomyiidae como las de Eurytomidae tienden a estar situadas en la posición II del folíolo (parte central) ( $X^2 = 12.1$ ;  $p = 0.002$ , Fig. 2); ( $X^2 = 0.20$ ;  $p = 0.906$ ) respectivamente. La distribución de las agallas Cecidomyiidae como de Eurytomidae fue similar en las dos caras de los folíolos ( $X^2 = 0.36$ ;  $p = 0.55$ ); ( $X^2 = 0.2$ ;  $p = 0.65$ ) respectivamente.

La distribución de las agallas de Cecidomyiidae y Eurytomidae fueron similares. El número de ambos tipos de agallas fue mayor en la parte central del envés de la hoja. Al parecer la parte central del envés de la hoja es un lugar estratégico para la inducción de agallas de Cecidomyiidae y Eurytomidae, posiblemente porque brinda un área ligeramente más amplia comparada con la parte apical y basal del folíolo, adicionalmente el envés posee una epidermis más delgada entonces la absorción de nutrientes puede facilitarse.

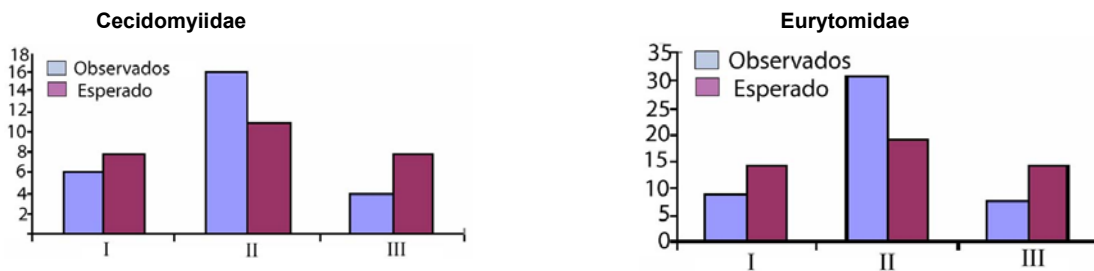
## Referencias

Hanson, P. y Gauld, D. 1995. The hymenoptera of Costa Rica. pp. 337. Hanson, P. (Eds.) Eurytomidae, Oxford University Press

Sanver, D. Bradford, A. y Hawkins 2000. Galls as habitats: the inquiline communities of insect galls. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California.



**Fig. 1** Valores observados vs. esperados por el azar en el haz o enves, de acuerdo a la cantidad de agallas.



**Fig. 2** Valores observados vs. esperados al azar en las posiciones I II y III, de acuerdo al número de agallas.

## **PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN Y PARASITOIDES DE AGALLAS DE *Labania* sp. (BRACONIDAE) SOBRE HOJAS DE *Ficus colubrinae* (MORACEAE).**

Ruth Salas

**Resumen:** Describí el patrón de distribución de las agallas de *Labania* sp. (Braconidae) sobre hojas de *Ficus colubrinae* y evalué si la incidencia de parasitoides sobre las mismas está influenciada por el grado de agregación de estos inductores. Colecté 18 hojas de *F. colubrinae*, conté el número total de agallas y en cuatro regiones de la lamina y obtuve el promedio de distancia entre ellas como una medida de agregación entre las mismas. En cada hoja determiné la proporción de agallas con parasitoides. Las agallas de esta especie prefieren concentrarse en los bordes apicales de la lámina. Este patrón podría estar influenciado por disponibilidad de nutrientes, la concentración desigual de metabolitos secundarios y/o las características físicas del tejido en esa región. La proporción de parasitoides no depende de la abundancia ni de la agregación de las agallas dentro de cada hoja. Estos factores pueden determinar la incidencia de parasitoides si se toma en cuenta diferentes edades de la agalla. Las poblaciones de esta especie tienen una alta incidencia de parasitoides de diferentes especies. La densidad y la abundancia en la población de inductores puede atraer los depredadores y aumentar dicha incidencia.

**Palabras clave:** agallas, agregación, inductor, *Labania* sp. parasitoides

### **Introducción**

Existe una gran variedad de invertebrados, especialmente insectos, que forman agallas en las plantas. Al igual que otro tipo de herbívoros, los inductores de agallas están sujetos a la presión de selección de los mecanismos de defensa de las plantas hospederas y del ataque de los parasitoides que son la principal fuente de mortalidad de estos.

La supervivencia del inductor para alcanzar el estado de adulto depende en gran medida de sus patrones de distribución dentro de la hoja, específicamente del sitio de oviposición, del tamaño de la agalla y del grado de agregación de estas dentro de una misma hoja (Sitch, *et al.* 1988, Washburn y Cornell 1979). Se ha encontrado que ciertas especies de áfidos tienen un mayor éxito reproductivo si emergen de agallas provenientes de la región basal de la hoja. Las hembras prefieren la posición basal de la hoja para ovipositar los huevos, porque la concentración fenólica es menor en esta región (Price 1997). En una especie de avispa, se ha visto que la supervivencia y la fecundidad de las avispas emergentes de las agallas, es mayor en aquellas agallas de mayor tamaño y que se concentran en la vena central de la hoja (Sitch, *et al.* 1988).

El grado de agregación y la densidad que aumentan la conspicuidad de los inductores de agallas en una hoja, determina la incidencia de parasitoides. La tasa de depredación por los parasitoides, típicamente aumenta con la abundancia de los inductores (Schowalter 2000). Esta conspicuidad, aumenta la probabilidad de localización de los inductores por parte de los parasitoides que en general tienen una alta capacidad olfativa y visual para detectar sus presas. Además, una vez localizada la primera agalla, los parasitoides continúan su oviposición si inmediatamente encuentran una segunda, aumentando la su incidencia en la población de inductores (P. Hanson com. pers.) En respuesta al comportamiento de sus depredadores, los inductores dispersan las agallas entre diferentes hojas en respuesta al ataque de los y como estrategia para aumentar su éxito reproductivo (Washburn y Cornell 1979).

Mi objetivo fue describir el patrón de distribución de las agallas de *Labania* sp. (Braconidae) sobre hojas de *Ficus colubrinae* y evaluar si la incidencia de parasitoides sobre los mismos está determinada por el grado de agregación de estos inductores.

*Labania* sp. es uno de los ocho inductores de agallas hasta ahora conocidos que se hospedan sobre *F. colubrinae*; forman las agallas sobre el haz foliar, concentrándose principalmente en los bordes apicales del haz; se cree que cuatro especies de parasitoides depredan este inductor. Si la abundancia y el grado de agregación determinan la incidencia de parasitoides sobre *Labania* sp., espero que la proporción de parasitoides sobre las agallas aumente entre más abundantes y agregadas sean las mismas dentro de una misma hoja.

## Métodos

El estudio lo llevé a cabo en la Estación Biológica La Selva, en febrero del 2005. Colecté 18 hojas de *F. colubrinae* que tenían agallas del inductor *Labania* sp., provenientes de 11 árboles que crecen alrededor de los laboratorios y el comedor de la estación. Corté solamente hojas de ramas que estaban entre 1-3 m de altura sobre el suelo.

Conté el número total de agallas de *Labania* sp. presente en toda la hoja, como una medida de la abundancia de las mismas. Para determinar el patrón de distribución del inductor sobre la hoja conté el número de agallas en 4 regiones diferentes de la lámina, a saber: borde basal (BB), borde apical (BA), centro basal (CB), centro apical (CA). Medí la distancia entre pares de agallas de una misma hoja, de forma unidireccional y obtuve un promedio de todas las distancias, el que representó una medida de agregación del grupo de agallas dentro cada hoja. Consideré que este promedio indicaba la medida de agregación porque resultó ser inversamente proporcional al número de agallas ( $R^2 = 0.55$ ,  $gl = 11$ ,  $p = 0.004$ ).

Para obtener la proporción de parasitoides en los inductores, disecté y examiné bajo el estereoscopio las agallas que estaban presentes en todas las hojas colectadas. Clasifiqué las agallas en 5 categorías diferentes de acuerdo a las condiciones en las cuales se encontraba el inductor: 0: inductor indiferenciado (agallas muy jóvenes, pero sanas en las que el inductor no se apreciaba); 1: inductor huevo (agallas relativamente jóvenes, pero en las cuales se veía una estructura circular blanca); 2: inductor (agallas en las que se veía claramente la larva, la pupa o el adulto del inductor y agallas con la cámara limpia con un poro de evidencia de salida del inductor); 3: inductor con parasitoide (inductor larva, pupa o adulto con parasitoides de cualquier estadio, parasitoides solos de cualquier estadio, parasitoides acompañados con restos del inductor y agallas con la cámara sucia con un poro de salida del parasitoide); 4: indeterminada (agallas en las cuales no se pudo determinar la presencia del inductor y/o parasitoides).

Analicé los datos con una regresión simple para determinar si la proporción de agallas con parasitoides estaba afectada por la abundancia y la agregación de las mismas. Así mismo, utilicé análisis de Chi cuadrado para determinar la preferencia de los inductores de agallas por alguna región de la lámina foliar.

## Resultados

Encontré un total de 215 agallas en todas las hojas examinadas. La distribución de las agallas tiene una tendencia agregada, concentrándose principalmente en los bordes apicales de la hoja ( $X^2=256.1$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0.001$ , Fig 1). Del total de agallas 93 tenían solamente el inductor (32, 25 y 36 de la categoría 0, 1 y 2 respectivamente), 64 el inductor y el parasitoide, y el resto, 58, no se pudieron determinar.

La proporción de parasitoides no depende de la abundancia de agallas en la hoja ( $R^2=0.008$ ,  $gl=16$ ,  $p=0.72$ ). Tampoco depende de la medida de agregación ( $R^2=0.016$ ,  $gl=11$ ,  $p=0.67$ ).

Realicé un análisis posterior, pero solamente tomando en cuenta los datos de la categoría de agallas 2 y 3. Relacioné la proporción de parasitoides con la abundancia de las agallas dentro de cada hoja. En este caso la proporción de parasitoides tampoco se relacionó con la abundancia de agallas en la hoja, aunque se ve una ligera tendencia ( $R^2=0.14$ ,  $gl=15$ ,  $p=0.14$ , Fig 2). Dentro de cada hoja, encontré que hay un mayor número de agallas que contienen el inductor y algún parasitoide (3) que aquellas que solo contienen el inductor (2) ( $X^2=7.8$ ,  $gl=1$ ,  $p<0.005$ ).

## Discusión

Las agallas de *Labania* sp. se distribuyeron principalmente en los bordes apicales de las hojas de *Ficus colubrinae* (Fig 1). Muchos de los patrones de distribución que tienen los inductores de agallas sobre los tejidos vegetales, están determinados por las características morfofisiológicas de los oviposidores y están dirigidos a disminuir la mortalidad y aumentar el éxito reproductivo de los inductores. La distribución de las agallas en las hojas determina el tamaño que estas alcanzarán eventualmente, la adquisición de defensas y la entrada de nutrientes a la misma, que son cruciales para el crecimiento óptimo del inductor. Las agallas de la avispa *Cynips divisa* se concentran principalmente alrededor de la vena central, al parecer para aumentar la entrada de nutrientes de forma diferencial en el grupo de agallas. (Sitch *et al.* 1988). Por otro lado, algunas especies de áfidos prefieren ovipositar en la base de la hoja porque la concentración fenólica de esta región es menor. Áfidos que se desarrollan en la parte basal tienen un mayor éxito reproductivo (Price 1997, Schowalter 2000). Es posible que los patrones de distribución encontrados en *Labania* sp. estén explicados por factores similares a los mencionados anteriormente. La preferencia por los bordes apicales puede estar determinada por gradientes de concentración de algún metabolito secundario, contenida en los laticíferos, que produce la planta, siendo menor (o mayor) en los bordes del ápice. Otra alternativa es que las hembras de *Labania* sp. prefieren depositar sus huevos en esta región porque el tejido es más suave y por lo tanto pueden introducir más fácilmente el ovipositor.

De acuerdo a mis resultados, la abundancia y el grado de agregación de los inductores no parecen determinar la incidencia de parasitoides sobre *Labania* sp. Es probable que estos factores no estén determinando la proporción de parasitoides en la hoja. En algunas especies los parasitoides se alimentan diferencialmente de huevos, larvas, pupas y adultos (Schowalter 2000). Así, otra alternativa es que la abundancia y la agregación sí afecten pero a escala temporal y de acuerdo al tamaño de la agalla, o sea a la edad del inductor. La relación positiva entre abundancia de agallas y proporción de parasitoides que se dio entre agallas de edad similar (Fig 2) y un mayor número de parasitoides en ellas, sugiere en alguna medida esta suposición. Por lo tanto es recomendable evaluar el efecto de estos factores sobre la incidencia de parasitoides considerando agallas de la misma edad dentro de una hoja.

En toda la población examinada se dio un número alto de agallas con parasitoides. Lo anterior puede estar relacionado con la gran cantidad de especies diferentes que utilizan a *Labania* sp. para alimentarse y/o debido a la abundancia de estos inductores en la población. En sitios favorables donde los hospederos son abundantes, las poblaciones de los parasitoides incrementan rápidamente. Si la mayoría de los inductores están ocupando sitios no adecuados dentro de la hoja, la probabilidad de ser parasitado tiende a aumentar, por ejemplo, ciertos áfidos que crecen en el ápice y no en la base tienen un mayor mortalidad y menor éxito reproductivo. (Schowalter 2000).

En conclusión, el patrón de distribución de los inductores de *Labania* sp. podría estar respondiendo a la disponibilidad de nutrientes, la concentración de metabolitos secundarios y/o las características físicas del tejido de la planta. Los parasitoides



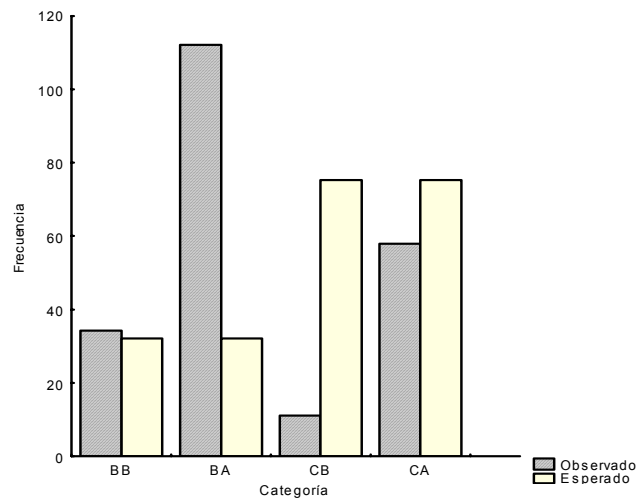
parecen estar respondiendo a la densidad y abundancia de las agallas en población y su incidencia podría estar determinada por el grado de agregación de las agallas de la misma edad.

## Referencias

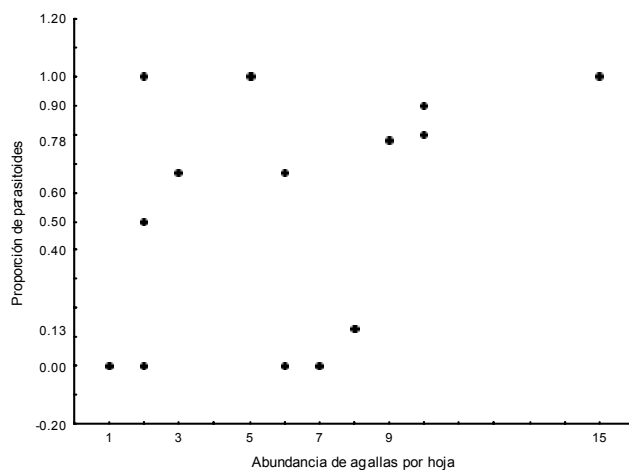
Ricklefs, R.E. 1993. *The Economy of Nature*. 3ra ed. W.H. Freeman, Nueva York.  
Schomowalter, T.D. 2000. *Insect Ecology – An Ecosystem Approach*. Ac. Press.

Sitch T.A., D.A. Grwecock, & F.S. Gilbert. 1988. Factors affecting components fitness in gall-making wasp (*Cynips divisa* Harting). *Oecologia* 76: 371-375.

Washburn J.O. & H.V. Cornell. 1979. Chalcid parasitoid attack on a gall wasp population (*Acraspis hirta* (Hymenoptera: Cynipidae)) on *Quercus prinus* (Fagaceae). *Can. Ent.* 111: 391-400.



**Fig 1.** Frecuencias esperadas y observadas de agallas de *Labania* sp. en 4 regiones diferentes de la hoja. Borde basal (BB), Borde apical (BA), Centro basal (CB) y Centro apical (CA).



**Fig 2.** Proporción de parasitoides en agallas de *Labania* sp. de acuerdo a la abundancia de agallas en la hoja.

## COLONIAS DE HORMIGAS DE *PHEIDOLE SP.* EN HOJARASCA AÉREA

Oscar Laverde

**Resumen.** Evalué el proceso de colonización de hormigas *Pheidole sp.* sobre la palma *Geonoma cuneata* y el efecto de la presencia de colonias sobre el grado de herbivoría de la planta. Las hormigas colonizan las palmas de acuerdo a la cantidad de hojarasca acumulada, prefiriendo aquellas que tengan mayor acumulación y degradación de la materia orgánica. La presencia y el comportamiento de las hormigas sugieren un beneficio para la palma contra algunos herbívoros.

**Palabras clave:** *Geonoma cuneata*, hojarasca, hormigas, *Pheidole*

### Introducción

En los trópicos, donde la caída de hojas es un fenómeno muy común; algunos nodos de árboles y cogollos de palma actúan como trampas donde se acumulan y se degradan los nutrientes que pueden ser utilizados de nuevo por la planta. Este sustrato es adecuado para la colonización y establecimiento de algunos grupos de invertebrados (Rosenberg 1997). En el caso de *Geonoma cuneata*, la acumulación de la hojarasca está determinada principalmente por el número de pecíolos y la edad de la planta (Chavarría 2004). Por un lado, más pecíolos aumentan la superficie de captación de hojas. Por otro lado, la edad se relaciona con el tiempo a que la palma ha estado sometida a la caída de hojas. Palmas jóvenes tienen menos acumulación que palmas viejas, generándose un proceso de sucesión. Este proceso estaría relacionado con el grado de descomposición de la materia orgánica, encontrando mayor degradación en palmas más viejas.

Las acumulaciones de hojarasca en *G. cuneata* posee algunos insectos asociados, entre los cuales se encuentran hormigas del género *Pheidole*. Las hormigas de este grupo son omnívoras (Woldobler & Wilson 1990.) y ubican sus nidos en diferentes sustratos como: árboles, suelo, troncos en descomposición y epifitas (Wilson 2003). El objetivo de este trabajo fue describir el proceso de colonización de las hormigas del género *Pheidole* en la hojarasca acumulada en *G. cuneata*, y determinar la probabilidad de colonización depende de la acumulación y degradación de hojarasca. Adicionalmente, evalué si estas hormigas protegen a la planta de sus herbívoros.

### Métodos

Seleccioné 42 palmas de *G. cuneata* a lo largo de dos senderos (SURA y CES) tratando de abarcar variación en tamaño para tener representadas diferentes edades. En cada palma medí la altura y el ancho en la parte superior del paquete de hojas que tuviera, teniendo en cuenta la proporción (medido en porcentaje) de hojas y suelo que se encontrara en el volumen medido. Calculé el volumen del paquete de hojas con la fórmula del volumen de un cilindro ( $\pi r^2 \times a/2$ ),  $r$  es el radio de la base del cono, es decir la mitad del ancho medido en la parte superior del paquete de hojas y  $a$  la altura. Con el volumen total y el porcentaje de hojas y suelo calculé la cantidad de hojarasca y suelo disponible en cada palma. En cada determiné la presencia o ausencia de colonias de hormigas de *Pheidole sp.*

Seleccione las dos hojas más jóvenes de cada palma para medir herbivoría. Realicé conteos del tipo más característico de herbivoría (hileras de daño similares), para evitar contabilizar el daño mecánico como eventos de herbivoría. Finalmente, coloqué 8 larvas de Tipúlidos (Dipterae) sobre hojas de palmas para determinar la reacción de las hormigas ante posibles depredadores.

Realicé regresiones logísticas para determinar si la presencia-ausencia de colonias dependía del porcentaje de hojas y suelo. Analicé la herbivoría con una correlación entre el porcentaje de hojas y la cantidad de danos ocasionados por herbivoría.

## Resultados

De las 42 palmas el 40.5% presento colonias de hormigas. La presencia de colonias de hormigas estuvo relacionada positivamente con la proporción de hojas ( $p < 0.001$ , Fig 1) y en menor medida con la proporción de suelo ( $p = 0.13$ , Fig. 1). No encontré relación entre la proporción de hojas y la cantidad de herbivoría ( $r = 0.16$ ,  $p = 0.47$ ). Los nidos encontrados fueron de forma ovoide con tamaños que variaron entre 5 y 8 cm. Por último, de las 8 larvas 5 fueron detectadas y atacadas entre 10 – 15 minutos después de la detección.

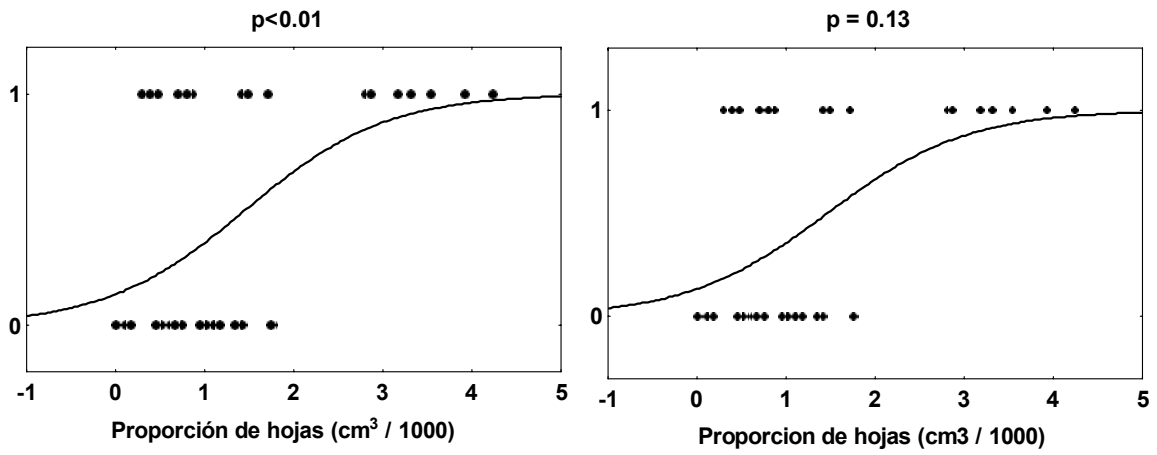
## Discusión

Los datos sugieren que la colonización de la hojarasca por las hormigas *Pheidole sp.* esta determinado por la cantidad de hojas, mas que por su grado de descomposición (Fig. 1). Esto puede deberse a que las hormigas construyen sus nidos utilizando pequeñas ramas o acumulación de hojas. Además de las hormigas, otros organismos colonizan la hojarasca dependiendo de la acumulación y descomposición del material orgánico. Dentro de esta comunidad pueden ocurrir potenciales presas para las hormigas. En las colonias observadas, los trabajadores menores (minor workers) y eventualmente trabajadores mayores (major workers) patrullaban constantemente las hojas, en grupos de 2-4 individuos. Dentro de la palma se concentraban en hojas dispuestas horizontalmente, donde fueron observados cargando pequeñas hepáticas y algunos restos de insectos. Esto sugiere que las hojas están sirviendo como trampas de alimento. Adicionalmente, recorrer la hoja en busca de alimento podría disminuir los costos de desplazamiento y optimizar el proceso de búsqueda. La presencia de colonias no tuvo efecto sobre el grado de herbivoría de las palmas. Sin embargo, el ensayo sobre la reacción de las hormigas ante un posible predador (larvas de Tipulidae) sugiere que las hormigas pueden eventualmente cumplir una función defensiva. Este beneficio que esta recibiendo la palma podría considerarse como un mutualismo casual. La palma no esta invirtiendo energía en ofrecer beneficios directos a las hormigas; sin embargo, si recibe beneficios por el establecimiento de las colonias de hormigas.

## Referencias

- Chavarría-P. T. 2004. Cambios en la estructura de la palma *Geonoma cuneata* (Areaceae) y su relación con la retención de hojarasca. *Ecología Tropical y Conservación 2004-2*. OTS. San José. Costa Rica.
- Gutierrez-Perez, A.. 2004. Efecto del daño mecánico en *Geonoma cuneata*. *Ecología Tropical y Conservación 2004-2*. OTS. San José. Costa Rica.
- Rosenberg, G. H. 1997. Ecology of dead-leaf foraging specialist and their contribution to amazonian bird diversity. *Ornithological Monographs 48*: 673-700
- Whitmore, T. C. 1998. *An introduction to tropical rain forest*. Oxford University Press.
- Wilson, E. O. 2003. *Pheidole in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press. Cambridge. USA.

**Fig. 1.** Regresiones logísticas del porcentaje de hojas y porcentaje de suelo con relación a la presencia (1) ausencia (0) de colonias de hormigas.



## IMPORTANCIA DE LA UBICACIÓN DE LOS NIDOS DE CARTÓN EN HORMIGAS, COMO PROTECCIÓN CONTRA LA LLUVIA.

Margarita M. Rios

**Resumen.** Las hormigas que habitan los bosques lluviosos tropicales deben enfrentar algunos problemas generados por el exceso de humedad. Por esta razón deben construir sus nidos en sitios que las protejan de la lluvia. Evalué si la ubicación de los nidos de cartón, que construyen algunas especies de hormigas en el envés de las hojas, está relacionada con protección contra este factor. La lluvia parece ser un factor determinante en la ubicación del nido y el ángulo de exposición que adquiere el nido en la hoja es importante en su protección contra la lluvia. Posiblemente, la acumulación de humedad en el nido causada por la lluvia prolongada afecta su estabilidad, más que la caída de agua sobre la hoja.

**Palabras clave:** nidos de cartón, protección contra lluvia, *Paratrechina caeciliae*.

### Introducción

Los insectos que habitan los bosques lluviosos tropicales están sometidos a importantes limitaciones por las abundantes lluvias y el exceso de humedad. Para las hormigas en particular, la tolerancia a la humedad y a la temperatura está correlacionada con el clima de su hábitat principal (Holldobler & Wilson 1990). Condiciones extremas de humedad pueden ser un problema, dado que en condiciones de baja humedad pueden sufrir desecación, mientras que las gotas de lluvia, pueden ser inmanejables y pueden borrar el rastro químico.

Las hormigas que construyen nidos de cartón en el envés de las hojas cuentan con algunas características como alta vagilidad, capacidad de respuesta rápida, sensibilidad a pequeños disturbios y habilidad para organizar emigraciones y descubrir nuevos sitios. A pesar de esto ellas tienen algunas limitaciones para la construcción de sus nidos. Estas hormigas deben seleccionar el sustrato en el cual construyen su nido de tal forma que contemple sus necesidades y restricciones de humedad (Fernández 2003). De esta manera pueden minimizar los costos de reconstrucción o cambio de nido por acumulación de agua o desprendimiento. Para el caso específico de estas hormigas, ellas deben buscar un sustrato que les confiera adherencia y protección contra la lluvia, insolación y daño mecánico. En este contexto quise evaluar si la posición de los nidos en la hoja está relacionada con protección contra la lluvia. Considero que las hormigas que construyen sus nidos en las partes de la hoja con menor exposición a la lluvia estarán mejor protegidas. Así, los nidos construidos en partes de la hoja que dejan expuesta una menor superficie (mayor ángulo con respecto a la horizontal y más cercanos al ápice de la hoja), presentarán menor daño por lluvia, que aquellos con mayor superficie expuesta.

### Materiales y métodos

Este estudio lo realicé en la estación biológica La Selva, Costa Rica. Ubique 32 nidos de hormigas construidos en las hojas de *Geonoma congesta*, en el Camino experimental sur (CES) y el Camino circular lejano (CCL). En 24 palmas con nidos, medí el largo, el ancho y el ángulo de inserción del pecíolo de la hoja en el tallo y el ángulo de exposición (último ángulo formado en la parte distal de la hoja), de las hojas que sostenían el nido y de una hoja control (de aproximadamente la misma edad y sin nido). A cada nido le medí el largo, el ancho y el alto, con el fin de calcular el volumen y el área. Adicionalmente en cada nido medí la distancia al ápice de la hoja, conté el

número de plántulas y colecté algunas hormigas para su determinación. Después de tomar las medidas, en 18 de ellos modifique el ángulo de exposición y sobre todos ellos simule lluvia. La simulación la hice con 250 ml de agua que pasaban a través de un vaso con agujeros en el fondo. El daño lo estimé como la proporción del volumen del nido que se desprendió al someterse a la lluvia.

Evalué la independencia de las variables ángulo de exposición, densidad de plántulas, distancia al ápice y volumen del nido a través de una correlación. Después hice una regresión múltiple para evaluar la influencia de cada una de estas variables en el daño por lluvia. Para comparar los ángulos de exposición entre hojas con nido y sin nido hice una prueba t-student pareada.

## Resultados

Los nidos de hormigas estaban ubicados en el envés de las hojas de la palma *Geonoma congesta*, aunque observé unos pocos nidos en hojas de *Socratea* sp. y *Asplundia* sp. El área promedio de los nidos fue 563 mm<sup>2</sup> (DE = 868) y estaban ubicados generalmente en la parte final de las hojas, a una distancia al ápice promedio de 59 mm (DE = 65). Los nidos estaban compuestos principalmente por material vegetal macerado y una gran cantidad de semillas. Durante las observaciones casi todo el material que las hormigas llevaban al nido provenía del embudo formado por los pecíolos de las hojas de la palma, donde se acumula una gran cantidad de hojas y material vegetal en descomposición. Ocasionalmente observé plántulas creciendo sobre los nidos de las hormigas.

El ángulo de exposición, la densidad de plántulas, la distancia al ápice y el volumen del nido no presentaron correlación entre ellos. En consecuencia, todos fueron evaluados como variables predictoras de la proporción de daño ocasionado experimentalmente por la lluvia. Ninguna de las variables evaluadas explicó la variación en la proporción de daño en los nidos causado por la lluvia experimental (Tabla 1). Sin embargo, el ángulo de exposición fue el factor que mostró una tendencia positiva a explicar la proporción de daño causado por lluvia (Tabla 1). Encontré que nidos con menor ángulo de exposición (más horizontales) tienden a sufrir más daño que nidos con ángulos de exposición mayores (Fig. 1). Además, el ángulo de exposición de las hojas con nido resultó ser mayor (promedio =  $75.6 \pm 8.76$ ) que el de las hojas sin nido (promedio =  $40 \pm 15.7$ ), esto posiblemente se debe al peso del nido (Fig. 2).

Los nidos encontrados en el Sendero Experimental Sur correspondieron todos a la especie *Paratrechina caeciliae*, mientras que todos los encontrados en el Camino Circular Cercano corresponden a especies del género *Adenomyrmex*.

## Discusión

A pesar de que ninguno de los factores que evalué fue un buen predictor de la probabilidad de daño por lluvia, considero que el ángulo de exposición es un factor muy importante. Tal vez ángulos mayores favorecen un drenaje más eficiente, que podría ser muy importante en periodos de lluvia continuos y extensos, a la vez que disminuye la superficie de impacto. La posición y el volumen del nido en la hoja determinan el ángulo de exposición, así, nidos voluminosos y ubicados en la parte terminal de la hoja tienen mayor ángulo de exposición y menor superficie expuesta que aquellos poco voluminosos y ubicados en la parte media de las hojas.

Los nidos con un ángulo de exposición menor a 40° sufrieron más daño que aquellos con un ángulo de exposición mayor, y en general los nidos tuvieron un ángulo de exposición promedio de 75.6°. Es decir, que en general la posición de los nidos en la hoja esta disminuyendo el riesgo de daño por lluvia. La lluvia simulada no causo daño en casi ninguno de los nidos evaluados, por lo que considero que es más importante la

acumulación de agua que la presión por las gotas de lluvia en un momento determinado. Esto está apoyado por el hecho de que tres de diecisiete de los nidos escogidos sufrieron graves daños (70 – 100%) con un día completo de lluvia. Estos nidos que sufrieron daño no presentaron ángulos de exposición diferentes a los de los nidos que no sufrieron daño.

La germinación de plántulas en los nidos puede jugar papeles muy contrastantes. Inicialmente, pueden favorecer el nido haciéndolo más compacto, pero con el tiempo pueden afectar negativamente al nido por acumulación de agua y aumento de peso. Por otro lado nidos voluminosos tienden a tener menor superficie expuesta lo que reduce la probabilidad de daño, pero son más vulnerables por mayor acumulación de agua.

En conclusión, el ángulo de exposición del nido en la hoja es un factor importante en la reducción del riesgo de daño por lluvia, pero más por protección de la acumulación de agua que por la influencia directa de la caída de agua. Queda por evaluar si la cantidad de hojas que cubren la hoja que aloja el nido desempeñan un papel más importante en la protección contra la lluvia.

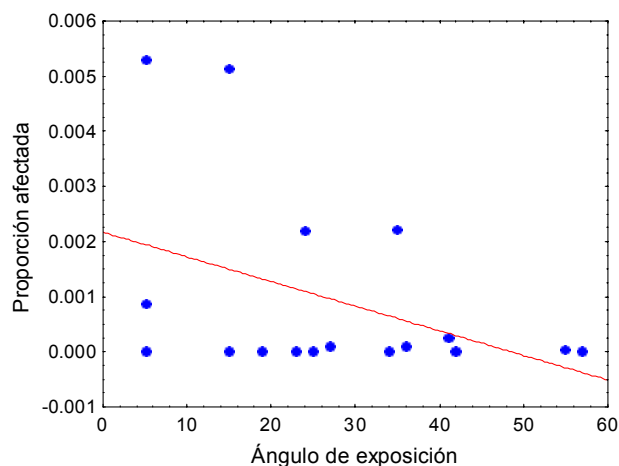
## Referencias

Holldobler, B. & E. Wilson. 1990. The ants. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, E. U. A. Pp. 212-216.

Kaspari, M. Introducción a la ecología de las hormigas. 2003. F. Fernández (ed). Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. Pp: 97-112.

**Tabla 1.** Resultados obtenidos del análisis de regresión múltiple al evaluar la importancia de estas variables en el daño causado por lluvia en el nido de las hormigas.

Variable	p
Ángulo de exposición	0.17
Densidad de plántulas	0.87
Distancia nido - ápice	0.86
Volumen del nido	0.92



**Fig. 1** Proporción del volumen del nido afectado con diferentes ángulos de exposición al simular lluvia sobre la hoja.

## ALOMETRÍA Y HETEROGENEIDAD DEL FORRAJEO EN HORMIGAS

J. Sebastián Tello

**Resumen.** Asociada a su alta riqueza de especies, las hormigas presentan también una gran variedad de estrategias de forrajeo y aprovechamiento de recursos. Especies como *Atta cephalotes* explotan recursos muy conspicuos y homogéneos en términos de su accesibilidad física; en cambio otras, como las del género *Eciton*, consumen recursos mucho más heterogéneos. En el presente estudio, evalué la especialización morfológica, medida como variación alométrica, en los órganos locomotores en relación al tamaño del cuerpo como una posible estrategia para la explotación eficiente de recursos en estos dos tipos distintos de forrajeo. Utilizando regresiones lineales y comparando las pendientes de estas relaciones, encontré que las obreras cortadoras de hojas de *A. cephalotes* presentan una variación alométrica del tamaño de las patas-tamaño del cuerpo de manera que la diferenciación entre obreras grandes y pequeñas en términos de longitud de las patas se reduce. En cambio, las obreras de *Eciton* sp. mostraron un patrón similar al esperado por isometría, es decir, las obreras grandes y las pequeñas tienen patas del tamaño proporcional que les corresponden. Los resultados sugieren que, efectivamente, *A. cephalotes* y *Eciton* sp. divergen en sus patrones alométricos de manera consistente con la hipótesis de especialización a explotación diferente de recursos.

**Palabras clave:** alometría, *Atta cephalotes*, *Eciton*, forrajeo, utilización de recursos

### Introducción

Las hormigas son un grupo extremadamente exitoso tanto en número de especies, como en distribución y abundancia. Correlacionada con este éxito, su historia natural es muy diversa, incluyendo el tipo de forrajeo y la identidad de recursos que utilizan. Una de las adaptaciones para poder explotar esta variedad de recursos es la relación del tamaño del cuerpo con la longitud de las patas (Farji-Brener *et al.* 2004). En general, la asociación de estas dos variables sigue un patrón alométrico: las especies más grandes poseen patas proporcionalmente más largas y las especies pequeñas poseen patas proporcionalmente más cortas que lo esperado por isometría. Este patrón apoya la hipótesis de tamaño del grano, que se refiere a como organismos de tamaños distintos perciben el ambiente a escalas también distintas y pueden explotar los recursos a ese nivel particular. Por ejemplo, hormigas grandes con patas mucho más grandes pueden sortear los obstáculos con mayor facilidad y buscar alimento y otros recursos sobre ellos. En contraposición, hormigas pequeñas, con patas muy pequeñas, pueden explorar dentro de los obstáculos y aprovechar elementos como comida y refugio que están fuera del alcance de las especies mayores (Farji-Brener *et al.*, 2004). La alometría, además de explicar la diferenciación interespecífica a un nivel filogenético, también es responsable de gran parte de los cambios ontogénicos que se desarrollan en especializaciones para cumplir tareas diferentes; una vez más, un excelente ejemplo de esto son las hormigas. La estructura eusocial de estos organismos se basa, en buena medida, en la diferenciación morfológica de las castas que les permite estar adaptadas a actividades particulares. Gran parte de esta diferenciación se debe a procesos alométricos (Hölldober y Wilson 1990). Sin embargo, el polimorfismo no se restringe únicamente a la relación intercastas, sino que puede existir una gran variación morfológica dentro de una misma casta, como las obreras forrajeadoras (Wetterer, 1991).

El presente estudio pone a prueba la hipótesis de que la alometría en la relación tamaño de pata-tamaño corporal puede funcionar como una especialización para la



mejor explotación de recursos homogéneos o heterogéneos en las castas forrajeadoras de hormigas. Esto sucede, debido a que el aumento de diferenciación entre las obreras grandes y las obreras pequeñas permitiría a las primeras ser más efectivas en la búsqueda de recursos sobre los elementos del paisaje y a las obreras pequeñas más eficientes buscando recursos dentro de los elementos del paisaje.

Escogí como especies foco para este estudio a *Atta cephalotes* y a una especie del género *Eciton* como representantes de dos formas de explotación de recursos contrastantes. Las hormigas del género *Atta* forrajean en busca de vegetación (generalmente árboles y arbustos) de los que puedan aprovechar sus hojas para cultivar hongos que utilizan en su alimentación. Por otro lado, *Eciton* son un grupo de especies depredadoras y carroñeras activas, mayormente nómadas, que utilizan como alimento una gran variedad de otros organismos que capturan en el sotobosque. En base a la hipótesis planteada, se espera que una especie que utilice recursos homogéneos en términos de accesibilidad (*Atta cephalotes*) no presente alometría en la relación tamaño de cuerpo-largo de patas, o esta sea mucho menor que una especie que explote recursos más heterogéneos (*Eciton* sp.).

## Metodología

Recolecté muestras de obreras cortadoras de hojas de tres colonias de *Atta cephalotes* y de obreras de tres colonias de *Eciton* sp. Luego, medí la longitud corporal y de las tres patas izquierdas de entre 30 y 25 hormigas por cada una de estas muestras. La longitud total se definió como la distancia máxima en el eje sagital, excluyendo las antenas; por su parte, cada pata fue medida desde el último tarso hasta la unión fémur-coxa. Para tomar las medidas, las patas eran metidas dentro de un tubo capilar y el cuerpo comprimido entre dos portaobjetos para poder mantener las estructuras estiradas. Luego, se utilizó un calibrador electrónico con precisión de 0.1 mm y se midió sobre el vidrio.

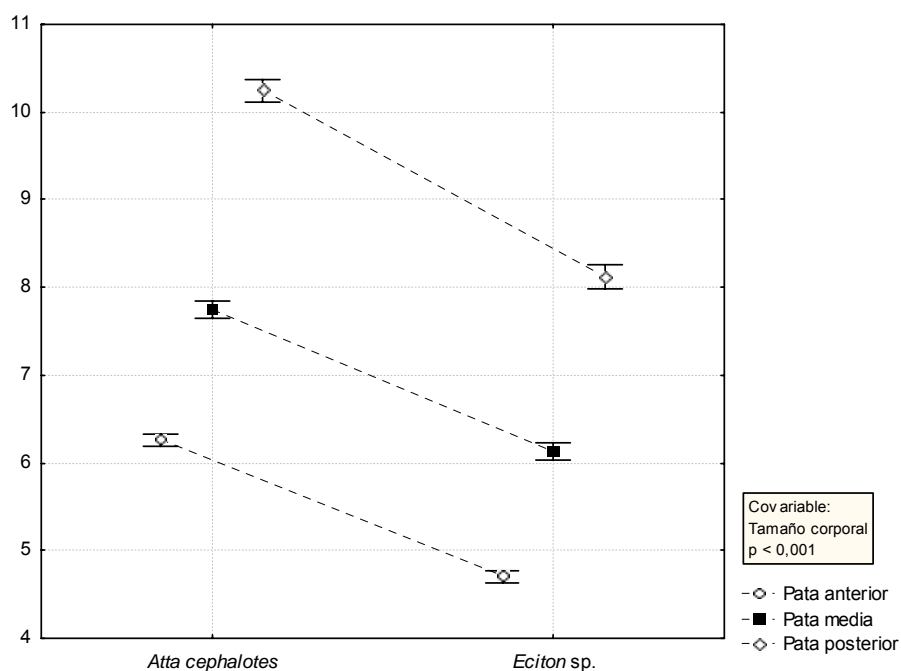
Sobre los datos originales, se llevó a cabo un análisis multivariado de covariancia para identificar si las patas en una u otra especie eran más largas. La covariable utilizada fue la longitud corporal. En cambio, sobre los datos transformados logarítmicamente, se llevó a cabo una serie de regresiones simples para obtener los valores de beta (pendiente) para la relación de la longitud de los tres tipos de pata sobre la longitud del cuerpo para cada una de las seis colonias. Luego, utilizando una prueba U de Mann-Whitney compararé los valores de beta entre las colonias de *Atta cephalotes* y *Eciton* sp. También, juntando los datos de las tres colonias de cada especie, volví a correr las regresiones y se compararon los valores de beta utilizando una prueba de comparación de pendientes (Zar 1999).

## Resultados

En promedio, las patas de *A. cephalotes* resultaron ser más largas que las de *Eciton* sp. (Lambda de Wilk = 0.137, F = 324.31,  $p < 0.0001$ , Fig. 1). Las regresiones lineales mostraron una gran consistencia; todas fueron altamente significativas y con valores de variación explicada muy altos para los tres tipos de patas, las dos especies de hormigas y en cada una de las colonias (Tabla 1). En base a los análisis de U de Mann-Whitney, no se encontraron diferencias entre las especies en términos de la pendiente de estas regresiones (valores de beta, Tabla 1) para las patas anteriores (U = 1,  $p = 0.127$ ) y medias (U = 2,  $p = 0.275$ ), pero sí para las patas posteriores (U < 0.01,  $p = 0.049$ ). Sin embargo, al reunir los datos de todas las colonias y comparar las pendientes entre las líneas de regresión de las dos especies, se encontró que existían diferencias para todas las patas (anteriores:  $t = 8.76$ ,  $gl = 156$ ,  $p < 0.001$ ; medias:  $t = 6.78$ ,  $gl = 156$ ,  $p < 0.001$ ; posteriores:  $t = 7.06$ ,  $gl = 156$ ,  $p < 0.001$ ). En todos los casos, la pendiente de la regresión de *Eciton* sp. es mayor, aunque la elevación (posición respecto al eje y) sea menor (Figura 2; Tabla 1).

Colonia	Especie	Pata anterior			Pata media			Pata posterior		
		$\beta$	$R^2$	$p$	$\beta$	$R^2$	$p$	$\beta$	$R^2$	$p$
1	<i>A. cephalotes</i>	0,970	0,942	< 0,0001	0,971	0,943	< 0,0001	0,916	0,834	< 0,0001
3	<i>A. cephalotes</i>	0,949	0,900	< 0,0001	0,966	0,932	< 0,0001	0,967	0,935	< 0,0001
5	<i>A. cephalotes</i>	0,965	0,931	< 0,0001	0,971	0,943	< 0,0001	0,967	0,936	< 0,0001
6	<i>Eciton</i> sp.	0,968	0,937	< 0,0001	0,979	0,959	< 0,0001	0,975	0,952	< 0,0001
2	<i>Eciton</i> sp.	0,991	0,983	< 0,0001	0,980	0,961	< 0,0001	0,984	0,968	< 0,0001
4	<i>Eciton</i> sp.	0,978	0,957	< 0,0001	0,970	0,940	< 0,0001	0,975	0,951	< 0,0001
<b>Agrupados</b>	<i>A cephalotes</i>	0,962	0,926	< 0,0001	0,963	0,927	< 0,0001	0,938	0,878	< 0,0001
<b>Agrupados</b>	<i>Eciton</i> sp.	0,978	0,957	< 0,0001	0,973	0,947	< 0,0001	0,975	0,949	< 0,0001

**Tabla 1.** Valores de Beta, índice de regresión y probabilidad para las asociaciones entre el tamaño de las patas y el tamaño corporal para cada colonia y especie

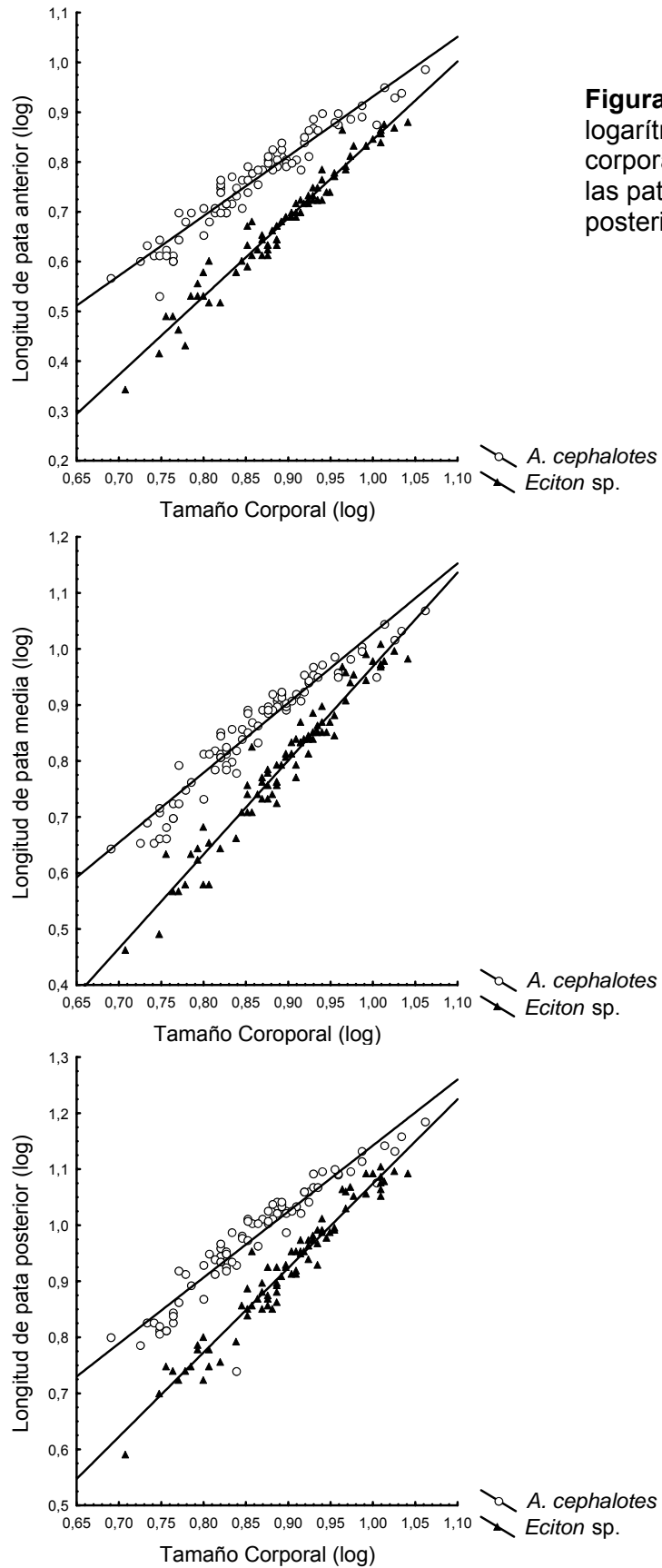


**Figura 1.** Comparación del tamaño de los tres tipos de patas entre *A. cephalotes* y *Eciton* sp.

## Discusión

Los resultados del presente estudio apoyan la idea de una especialización alométrica al tipo de recursos explotados; pero, no lo hacen en la manera esperada, pues fue la especie que explota los recursos más homogéneos (*Atta cephalotes*) la que presentó un patrón más divergente de la isometría (valores de pendiente más diferentes de uno). Sin embargo, la relación entre las dos especies estudiadas (entre sus líneas de regresión) sí fue la esperada según la hipótesis: la especie que explota recursos más heterogéneos muestra, también, un mayor grado de diferenciación entre sus obreras grandes y pequeñas (pendiente de regresión más pronunciada) que la especie que explota los recursos más homogéneos.

*Atta cephalotes* presenta adaptaciones que pueden asociarse a la explotación exclusiva de recursos conspicuos: patas más grandes y una reducción de la diferencia en la relación longitud del cuerpo-largo de pata entre las obreras pequeñas y las grandes (que se observa como una pendiente menos pronunciada que la esperada por isometría). Una relación alométrica de este estilo ya había sido reportada en esta especie cuando se incluyen todas las castas en el análisis (Wetterer, 1991). Las obreras de esta especie exploran el ambiente en busca de plantas que defolian para obtener la materia prima del sustrato que utilizarán para cultivar el hongo del que se alimentan (Wetterer, 1991); así, los recursos por los que forrajean son varias veces más grandes que ellas y algunos de los más grandes del bosque (e.g. árboles emergentes del dosel). Por esto, se puede esperar que en esta especie existan adaptaciones relacionadas con la explotación de recursos de gran tamaño. Además, otro factor que puede estar determinando de manera importante el hecho de que las obreras pequeñas tengan patas más grandes de lo que proporcionalmente les correspondería es el costo de transporte del material vegetal desde la fuente hasta el nido; patas más grandes permiten reducir la energía invertida en esta actividad. Por otro lado, *Eciton* son depredadoras y carroñeras, poco especializadas en el tipo de presas que consumen. A pesar de que la relación logarítmica entre el tamaño del cuerpo y la longitud de las patas fue muy cercano a la esperada por una simple relación isométrica, esta presenta una mayor heterogeneidad en esta relación que *Atta cephalotes*.



**Figura 2.** Líneas de regresión de la relación logarítmica entre tamaño de patas y tamaño corporal en *A. cephalotes* y *Eciton sp.* para (a) las patas anteriores, (b) medias y (c) posteriores

Esto puede estar correlacionado con el hecho de que las obreras menores de *Eciton* sp. están cumpliendo el rol de buscar presas más pequeñas entre la hojarasca y las obreras grandes lo hacen sobre la hojarasca. Tal vez, la simple presencia de individuos forrajeadores grandes y pequeños es suficiente para explotar la variedad de recursos que este tipo de hormigas utilizan y no es necesaria una especialización mayor (divergencia de la isometría), en contraposición con lo que ocurre con *Atta*.

Es necesario investigar esta relación alométrica entre el cuerpo y las patas en otras especies que presenten diferentes tipos de forrajeo. Esto podrían permitir una generalización de la relación alométrica y hábito de forrajeo, aislándola de otras posibles características ecológicas e históricas de las especies involucradas en el presente estudio.

## Referencias

- Farji-Brener, A. G., Barrantes, G. y Ruggiero, A. 2004. Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. *OIKOS* 104: 165—171.
- Hölldober, B. y Wilson, E. O. 1990. *The Ants*. The Belknap Press. EEUU.
- Wetterer, J. K. 1991. Allometry and the geometry of leaf-cutting in *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29: 347—351.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prince-Hall. Estados Unidos de América.

## Nota corta

### ¿QUE PASA CON LAS RAICES BABOSAS?

S. Francisco Bascope Sarué

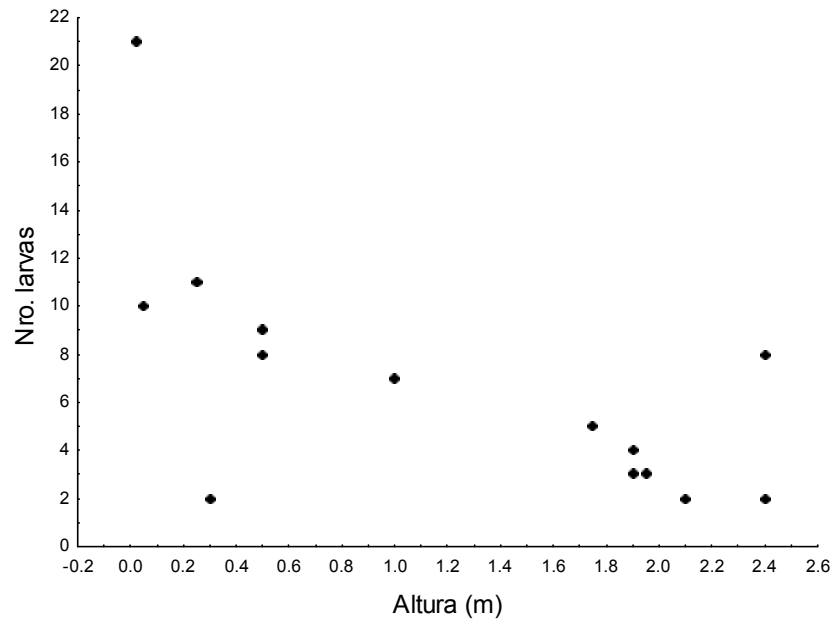
**Palabras claves:** larvas, mucílago, raíz.

Las raíces aéreas de algunas especies vasculares poseen mecanismos de protección de los meristemas apicales contra factores que puedan afectar su viabilidad, tales como cambios de temperaturas, desecación y exposición a herbívoros. Uno de estos mecanismos es la producción de mucílago, que es un compuesto de polisacáridos, producidos por células nuevas de la cofia, las cuales a medida que van creciendo se van desprendiendo o descamando por gelificación (<http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema1/1-7raiz.htm>). Este mucílago o baba al ser un medio bastante húmedo y rico en nutrientes puede convertirse fácilmente en el medio ideal para el desarrollo de otros organismos. Las raíces adventicias de *Rodhospata* cf. *pellucida* (Araceae) una epífita, presenta éste mucílago en el ápice de sus raíces aéreas donde también se puede encontrar larvas de díptero del suborden Nematocera. En este trabajo intenté comprobar algunos patrones relacionados a la presencia del mucílago, para lo cual me planteé los siguientes objetivos, determinar si: 1) el mucílago de estas raíces es producido por la planta, 2) las larvas afectan la cantidad del mucílago, 3) la altura de las raíces al suelo influye sobre la presencia de larvas, 4) el diámetro y/o la presencia de larvas en el mucílago afecta el peso de la misma, y 5) comprobar si había diferencia en el pesos entre raíces con baba y raíces sin babas después de someterlas a tratamientos de secado.

Encontré 32 raíces con mucílago en *Rodhospata* cf. *pellucida*, de las cuales 16 tenían larvas. Medí la altura de los mucílagos al suelo, luego saqué muestras de mucílago con papel absorbente (servilleta) y las coloqué en bolsas plásticas previamente pesadas con el papel. A las raíces que quité el mucílago, las medí con un calibrador el diámetro del meristemo a un centímetro del extremo apical de las raíces. Por último, corté 10 muestras de raíces con mucílago (con y sin larvas). A cinco de estas raíces les retiré el mucílago. Posteriormente ambas las coloqué en el horno de secado a 80°C por periodo de 30 min; seguido al secado las pesé en balanzas electrónicas de precisión (mg). Volví a colocarlas en el horno por 70 min más (hasta que estaban completamente secas), y finalmente volví a pesarlas.

Encontré raíces con mucílagos pero sin larvas. Esto apoya que son las plantas las que probablemente producen las babas. El número de larvas disminuyó con la altura de las raíces al suelo (Fig. 1). Alcanzar sitios altos parece ser una dificultad para los individuos adultos de Nematocera y esto puede deberse al hábito de vuelo de estos dípteros que podrían estar volando a bajas alturas en el sotobosque o bien podría deberse al tiempo corto de colonización que presentan las raíces altas. El diámetro del meristemo de la raíz no influyó en la cantidad (peso) del mucílago ( $N = 13$ ,  $r = 0.57$ ,  $P = 0.57$ ). Esto puede deberse a que la cantidad de mucílago está determinada por factores que no se evaluaron, como la humedad del ambiente o que es un número determinado de células del meristemo que producen esta sustancia.

Encontré que no hay variación entre los pesos finales (después de secadas) de raíces con baba ( $X = 1.87$  g) y raíces sin baba ( $X = 2.12$  g) ( $U = 11$ ,  $P = 0.75$ ). Esto puede deberse a que las raíces medidas no fueron del mismo tamaño (peso), para lo cual recomiendo hacer pruebas con un número mayor de muestras y controlando por el peso. La presencia de larvas en los mucílagos de las raíces influye levemente sobre el peso del mucílago. Esto puede estar ocurriendo porque observamos que las larvas se alimentan de la baba y la planta para compensar esta pérdida podría estar produciendo una cantidad mayor de mucílago ( $F = 2.85$ ,  $P = 0.12$ ).



**Fig. 1.** Relación entre la altura y el número de larvas presentes en la baba.

Tiñendo el mucílago con colorante natural para que facilitar la observación, verifiqué que las larvas se alimentan del mucílago de las raíces. También observé que las hormigas de *Atta cephalotes* no consumen las raíces con este mucílago, pero una vez limpias las raíces del mucílago (lavadas con agua), las hormigas las mueven fuera de su senda. En conclusión el mucílago estudiado es posiblemente producido por la planta y en cantidades limitadas, además cumple la función importante al mantener turgente el tejido meristemático de la raíz, el cual es muy sensible a la desecación y posiblemente lo protege contra animales herbívoros gracias a su viscosidad.

### Referencias

<http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema1/1-7raiz.htm>.

## OBSERVACIONES SOBRE LA SUSTANCIA GELATINOSA PRESENTE EN LARVAS DE *GERONOMYIA* SP (TIPULIDAE).

Jimena Puyana

**Resumen.** Las larvas de Tipulidae se caracterizan por estar asociadas a cuerpos de agua o a zonas muy húmedas. Sin embargo, una especie del género *Geranomyia* que tiene una cubierta gelatinosa ha sido encontrada sobre las hojas de los árboles de los bosques de la estación biológica La Selva. Determiné si la gelatina es producida por las larvas y evalué sus posibles funciones (movimiento de la larva en la hoja y protección contra depredación). No encontré evidencias de que las larvas produzcan su gelatina, sin embargo en medio natural, la cantidad de gelatina varió en los días de las observaciones. También encontré que la cantidad de gelatina está relacionada negativamente con el incremento en la temperatura ambiental. Las larvas se pueden mover distancias cortas en la hoja sin la gelatina. La gelatina se desplazó con ellas en trayectos largos. Finalmente encontré que la gelatina está protegiendo a las larvas de ser depredadas por hormigas.

**Palabras clave:** *Gyronomyia*, larva, Tipulidae.

### Introducción

La familia Tipulidae se caracteriza principalmente por tener hábitos acuáticos en su estado larval. Sin embargo en 1989, investigadores del Museo Americano de Historia Natural descubrieron un cuerpo gelatinoso que contenía una larva de un Tipulidae depositado sobre las hojas de unos árboles en la estación biológica La Selva. El espécimen fue colectado y clasificado como un individuo del género *Geranomyia* sp. (Grimaldi y Young 1992).

El presente trabajo tiene como objetivo evaluar en el campo y en laboratorio si la masa gelatinosa es producida por las larvas y cual es su función (movimiento y/o protección contra depredadores). Si la gelatina sirve a las larvas para desplazarse, larvas con gelatina se desplazaran en la hoja y larvas sin gelatina no se desplazaran. por su parte, si la gelatina funciona como barrera de protección contra depredadores, larvas con gelatina no serán depredadas y larvas sin gelatina serán depredadas.

### Metodología

Realicé esta investigación en la estación biológica de La Selva en Costa Rica. Con el fin de evaluar si la gelatina estaba siendo producida por las larvas, recolecté en el campo 9 larvas de *Geranomyia* sp. conservándolas en un pedazo de la hoja donde las encontré. En el laboratorio, limpié las larvas de la gelatina que las recubría y las deposité junto con los pedazos de hoja en cajas de petri recubiertas con papel húmedo, para tratar de simular la humedad del ambiente donde fueron encontradas. Registré si las larvas produjeron o no la gelatina.

En campo seleccioné y marqué 20 hojas de la palma *Geonoma congesta* con larva. Para evaluar si la larva se desplazaba, dibujé la silueta de la gelatina en la hoja. Hice esto cada vez que salía a campo y observaba algún cambio en la posición y forma de la gelatina (5 salidas en total). A su vez, utilicé estos datos para estimar la variación en el tamaño de la gelatina. Al final del trabajo de campo, recorté las siluetas y medí el cambio en el área cubierta por la gelatina con un medidor de área foliar (LI-3100; LICOR INC; LINCONL, USA).

Para establecer si la gelatina sirve a la larva como medio de protección contra depredadores, hice observaciones en campo de 13 individuos a los que les retiré el

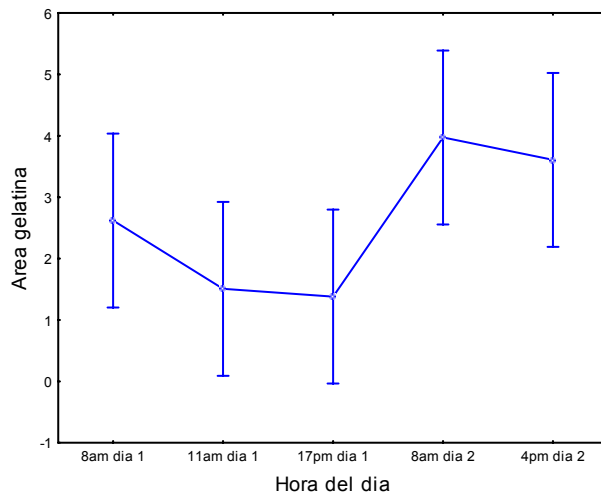


cuerpo gelatinoso y a los 20 individuos que utilicé para evaluar el movimiento (a los cuales no les quité la gelatina), registrando en ambos casos si eran o no depredados por hormigas.

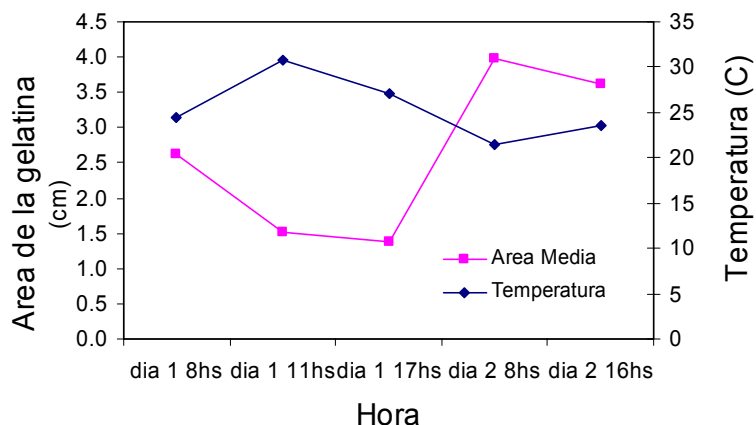
## Resultados

No encontré evidencias de que las larvas estuvieran produciendo su gelatina. De los nueve individuos llevados al laboratorio ninguno produjo gelatina durante el tiempo que estuvieron bajo observación. Encontré que todos los individuos se movieron en la hoja, sin embargo el movimiento promedio de las larvas no varió significativamente entre los días evaluados ANOVA ( $P = 0.48$   $F = 0.49$  g.l 1). Todas las observaciones de movimiento fueron identificadas por cambios en la posición de la gelatina de un día para otro, sugiriendo que el movimiento es principalmente nocturno. Las larvas se mueven en promedio por día  $1.4$  cm ( $\pm 2.0$ cm) para defecar y  $3.7$  cm ( $\pm 6.21$ cm) a lo largo de la hoja. En cinco oportunidades observé a las larvas salir con todo su cuerpo de su gelatina y volverse a meter en ella cuando yo las tocaba, en todos los casos las larvas siempre tenían algo de gelatina adherida a sus cuerpos que aparentemente les permitía encontrar la forma de volver a la gelatina. Cuando quite esa conexión las larvas no fueron capaces de regresar solas a su gelatina.

El tamaño de la gelatina varió durante el día  $F=2.74$ , g.l. (4, 90)  $p=0.033$  (Fig. 1). Hice una regresión lineal para determinar la influencia de la temperatura sobre el tamaño de la gelatina y encontré que la temperatura explicó un 80% de la variación en el tamaño de la larva y que la relación entre las dos variables fue negativa ( $R^2 = 0.80$ ;  $p = 0,04$  g.l. 1) (Fig. 2). Finalmente, encontré que el 70% de las larvas a las que les quité la gelatina fueron depredadas por hormigas (prueba Binomial  $p = 0.08$ ).



**Figura 1.** Variación del tamaño de la gelatina en centímetros.



**Figura 2.** Relación entre la temperatura y el área media de la gelatina

## Discusión

No encontré evidencias de que las larvas produjeran su propia gelatina en el laboratorio. Sin embargo, esto no significa que las larvas realmente no la produzcan en el habitat natural. Es posible que las condiciones de estrés a las que se vieron sometidas en el laboratorio hayan inhibido la producción de la gelatina. Esto se evidencia con el resultado del cambio de tamaño en condiciones naturales. La gelatina disminuyó en área cuando aumentó la temperatura y aumentó cuando la temperatura disminuyó. Si las condiciones químicas de la gelatina, que no fueron estudiadas en este trabajo, no están afectadas por las condiciones ambientales, es posible pensar que es la misma larva quien está aumentando el área de su gelatina como respuesta a variaciones en la temperatura. También es posible que la pérdida de humedad en la gelatina sea otra de las causas de la disminución en su tamaño cuando la temperatura aumenta.

Por otra parte, la gelatina parece ser un mecanismo de protección contra depredación por hormigas. Los resultados demuestran que sin la gelatina las larvas tienen una alta probabilidad de ser depredadas por hormigas. En conclusión, esta sustancia al parecer tiene tres funciones: facilitar el movimiento de la larva, protegerla contra depredadores y contra altas temperaturas. Por lo tanto esta gelatina podría considerarse como una estrategia adaptativa de estos tipulidos para colonizar, en su estadio larval, ambientes diferentes a los acuáticos.

## Referencias

Grimaldi, D., and Young, C. 1992. Observations on the bizarre jelly mass habit of larval *Geranomyia* (Diptera: Tipulidae: Limoniidae). *Journal of the New York Entomological Society*. V. 100, no. 4. p. 634 – 637.

## Nota Corta

### ESPECIALISTA O GENERALISTA: FORRAJEO DE HEPÁTICAS FOLIOSAS (LEJEUNEACEAE) POR *GERANOMYIA* SP. (DIPTERA: TIPULIDAE: LIMONIINAE)

Víctor Arroyo Rodríguez

**Palabras clave:** estrategias adaptativas, forrajeo, *Geranomyia* sp., hepáticas foliosas epífilas.

Debido a la toxicidad de muchas especies de plantas, los herbívoros han desarrollado principalmente dos tipos de estrategias adaptativas: (1) especializarse y detoxificar unas pocas especies (especialistas), o (2) consumir varias especies en bajas concentraciones para evitar envenenarse (generalistas).

Las hepáticas foliosas epífilas son plantas muy tóxicas, y hasta la fecha no se han reportado herbívoros capaces de alimentarse de este grupo (A. Bernecker, com. pers.). En 1989, se describió por primera vez el extraño hábito larval de una especie de *Geranomyia* (Tipulidae) a partir de un ejemplar procedente de la Estación de Biología La Selva (Young 1992). Estas larvas se desarrollan en masas gelatinosas que aparentemente secretan ellas mismas, localizadas en el haz de varias especies de plantas. Aunque hasta la fecha se desconocía el hábito alimentario de esta larva, el año pasado se observó a esta larva alimentándose de hepáticas foliosas epífilas (A. Bernecker, com. pers.). En La Selva se han reportado 22 especies de Lejeuneaceae (Bien 1982), todas con una gran cantidad de cuerpos oleosos intracelulares que presentan sustancias aromáticas muy tóxicas (Coley y Cursar 1996). Quise comprobar si las larvas se están alimentando de hepáticas foliosas epífilas, y determinar si existe especificidad en el forrajeo de este grupo de plantas tóxicas, o si por el contrario, su estrategia para evitar la intoxicación consiste en alimentarse de varias especies de hepáticas en bajas concentraciones.

En la Estación La Selva, seleccioné 4 morfoespecies de hepáticas foliosas epífilas colectadas sobre las mismas hojas donde localicé las masas gelatinosas donde se desarrollan las larvas. En palmas de *Geonoma congesta*, *G. cuneata* y arbustos de *Piper* spp. colecté 40 larvas de *Geranomyia* sp., y durante 5 minutos en el laboratorio cada hepática fue ofrecida de primera a 10 larvas diferentes pero cambiando el orden de ofrecimiento de las otras 3 hepáticas para cada larva. Puesto que en ocasiones las larvas estaban muy inactivas, el experimento se repitió nuevamente con las mismas larvas después de 5 minutos de descanso, cubriendo un total de 10 h de observación con estereoscopio.

Sólo 11 individuos se alimentaron de las hepáticas ofrecidas (27.5%), y ninguno se alimentó de más de una morfoespecie. Las hepáticas aceptadas siempre fueron las ofrecidas en primer lugar. Los Tipúlidos tendieron a aceptar mayormente la morfoespecie 2 (6 observaciones, 54.6%), aunque también se alimentaron de la morfoespecie 4 (3 observaciones, 27.3%) y morfoespecie 1 (2 observaciones, 18.1%) ( $X^2 = 6.82$ , g.l. = 3,  $p = 0.08$ ; Fig. 1). La morfoespecie 3 no fue aceptada en ninguna de las 10 ocasiones. Durante el estudio observé 2 larvas alimentándose de hepáticas diferentes a las ofrecidas, y en 3 ocasiones detecté daños en forma de mordiscos en hepáticas próximas a la masa gelatinosa.

Estos resultados sugieren que esta especie de *Geranomyia* se alimenta de hepáticas foliosas epífilas. Puesto que estas larvas poseen mandíbulas muy esclerotizadas con cinco dientes en el margen (Young 1992), es posible que el aparato bucal les permita alimentarse de estas plantas. Además, paralelamente a este estudio, J. Puyana (en este volumen) encontró que en muchas ocasiones las larvas se mueven junto con la masa hasta 7 cm en la misma hoja, favoreciendo la búsqueda de las hepáticas que se encuentren agregadas en distintas partes de la hoja. Aunque consistente con Young (1992), yo observé que las larvas pasaron la mayor parte del

tiempo forrajeando las algas y líquenes presentes en la superficie de las hojas, los resultados de este experimento nos indican que las larvas pueden estar utilizando las hepáticas foliosas como un recurso alimentario complementario.

Aunque las larvas aceptaron mayormente la morfoespecie 2, también aceptaron las morfoespecies 1 y 4, por lo que no podemos asegurar que exista especificidad en el forrajeo de hepáticas. La baja frecuencia de aceptación del alimento puede ser una estrategia para evitar la alta toxicidad de este grupo de plantas. Se ha reportado para otras especies de animales que se alimentan de plantas tóxicas [e.g., hormigas (Agosti et al. 2000)] que disminuyen los efectos tóxicos de las plantas alimentándose de varias especies en bajas concentraciones. Si bien, no podemos descartar que el estrés producido durante la manipulación de los individuos pudiera reducir la tasa de consumo de estas plantas, en general, los individuos permanecieron alimentándose en todo momento, sugiriendo que el estrés pudo tener un efecto menor. Aunque no pude mantener las larvas el tiempo suficiente para comprobar la supervivencia de los individuos después de haberse alimentado de las hepáticas, las larvas parecían conocer este recurso, ya que se alimentaron de las hepáticas rápidamente y en cantidades moderadas (i.e., comiendo 1-3 micrófilas cada vez). En conjunto, puedo concluir que esta especie de *Geranomyia* se alimenta de hepáticas foliosas epífilas. Si bien no podemos descartar que esta especie sea generalista, los resultados sugieren que muestra una especificidad moderada por ciertas morfoespecies, de las que se alimenta en bajas concentraciones.

## Referencias.

- Agosti, D., Majer, J. D., Alonso, L. E., & Schultz, T. R. (eds.) 2000. *Ants. Standard Methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington D. C. 280 p.
- Bien, A. R. 1982. *Substrate specificity of leafy liverworts (Hepaticae: Lejeuneaceae) in a Costa Rican Rainforest*. Tesis de Maestría. State University of New York. 70 p.
- Coley, C. D. & Kursar, T. A. 1996. *Causes and consequences of epiphyll colonization*. En *Tropical forest plant ecophysiology*, Mulkey, S.S., Chazdon, R. L., & Smith A. P. (eds.). Chapman & Hall, New York, 337-362 p.
- Young, G. D. 1992. *Observations on the bizarre jelly mass habit of larval Geranomyia (Diptera: Tipulidae: Limoniinae)*. *Journal of the New York Entomological Society* 100: 634-637.

## Nota corta

### POLINIZADORES DISTINTOS, AUNQUE EL MISMO SÍNDROME

Francielle Paulina de Araujo

**Palabras clave:** *Costus pulverulentus*, *Hamelia patens*, colibríes.

Los síndromes de polinización son diversos caracteres florales tales como color, forma, tamaño y cantidad/calidad de recursos que normalmente se asocian con gremio de polinizadores. Estos síndromes ilustran evolución convergente de caracteres, el cual ocurre a veces entre taxa de plantas no relacionadas y en ambientes distintos (Endress 1994).

Dentro de los diversos síndromes existentes, las flores consideradas ornitófilas en general son tubulares, presentan una tonalidad roja, rosada o anaranjada, ausencia de olor, néctar abundante, anthesis diurna y separación de la cámara nectarífera de los estigmas y de las anteras. Algunos de los tubos florales concuerdan muy bien con la longitud y la curvatura del pico de sus principales polinizadores (Stiles & Skutch 1995). Los colibríes son animales que visitan flores en busca de néctar y presentan cuerpo pequeño, pico fino, largo y/o curvado de acuerdo con el tamaño y forma de la corola. Su capacidad de vuelo, memoria espacial y otras características que son especializaciones que los permiten aprovechar el néctar de una gran diversidad y tipos de flores (Feinsinger 1983). Quizás, pese a la existencia de síndromes, hay casos donde el acople entre la morfología floral y los polinizadores no son tan ajustados.

Seleccioné dos especies ornitófilas, *Costus pulverulentus* y *Hamelia patens* que presentan diferentes gremios de polinizadores, con el objetivo de determinar asociación entre morfología y despliegue floral y características de los colibríes que las visitan.

Realicé este estudio en La Selva, la Provincia Heredia, Costa Rica. Hice la comparación de las adaptaciones de las flores de las plantas a través de la análisis de la morfología floral, cuantificación del néctar y comportamiento de los polinizadores.

Cuantifiqué características referentes a números de flores abiertas por inflorescencia, morfología floral tales como color, olor, cantidad de néctar, largo del tubo de la corola, el diámetro más largo de la corola, largo de las estructuras reproductivas (androceo y gineceo) de las dos especies. Para realizar estas medidas colecté 10 flores de cada especie. El largo del tubo de la corola tomado fue el largo total y el largo ecológico (de la base hasta apertura sin medir lóbulos libres). Medí la producción del néctar por la mañana en flores embolsadas en estadio de botón. Estimé el volumen de néctar para cada flor usando capilares graduados, y la concentración del néctar, con un refractómetro de mano. Observé el comportamiento de los visitantes florales durante la mañana (7:00 – 11:00 horas). Las dos especies fueron observadas simultáneamente. Anote los visitantes florales y su frecuencia de visita a las flores de las dos especies.

*Costus pulverulentus* presenta una flor por inflorescencia por día. Las flores son hermafroditas, rojas, tubulares, de anthesis diurna, simetría zigomorfa y no presentan olor. El estigma es bilobulado, con inserción terminal, presenta androceo petaloide, dos anteras con apertura longitudinal. El tubo de la corola es constituido por 3 pétalos fusionados en la base y el cáliz por 3 sépalas también fusionadas en la base. Las inflorescencias presentan color rojo y liberan apenas una flor por día. El único visitante de las flores de *Costus pulverulentus* fue el colibrí *Phaethornis superciliosus* (Phaethorninae) con 3 registros en la mañana, y sus visitas ocurrieron en intervalos de aproximadamente una hora visitando un total de siete flores.

*Hamelia patens* presenta corola tubular formada por cinco pétalos fusionados, presentando una simetría actinoforma, el color varía del rojo al anaranjado y no presenta olor. El androceo es constituido por 5 estambres que son fusionados en la base de la corola, cada antera presenta dos tecas con apertura longitudinal. El estigma

tiene inserción terminal. Cada inflorescencia abre de 1 a 5 flores por día. Los visitantes florales fueron *Amazilia tzacatl* (Trochilinae), con 13 registros visitando un total de 275 flores y la mariposa *Phoebis argante* (Colidinae) que visitó 5 flores. Los datos de morfometría de ambas especies están en la Tabla 1.

**Tabla 1.** Morfometría de *Costus pulverulentus* y *Hamelia patens*.

	Largo corola (mm)	Largo ecológico corola (mm)	Diámetro corola (mm)	Largo estilete (mm)	Largo estigma (mm)	Largo anteras (mm)	Volumen néctar (μl)	Concentración de azúcar (%)
<i>C. pulverulentus</i>	46,2 ± 3,2 (n=10)	68,4 ± 2,5 (n=10)	9,6 ± 0,6 (n=10)	68,9 ± 5,2 (n=10)	4,7 ± 0,48 (n=10)*	9,5 ± 0,6 (n=10)	30,86 ± 2,47 (n=5)	26,8 ± 4,4 (n=5)
<i>H. patens</i>	21,1 ± 0,9 (n=10)	16,2 ± 0,9 (n=10)	4,7 ± 0,3 (n=10)	18,5 ± 0,9 (n=10)	5,7 ± 0,6 (n=10)	10,5 ± 0,3 (n=10)	22,7 ± 9 (n=5)	16 ± 4,5 (n=5)

\*Ancho del estigma; Test de Mann-Whitney demostró que las dos especies presentan diferencias significativas en todos los caracteres mencionados arriba ( $p < .05000$ ).

*Costus pulverulentus* presenta pocas flores por individuo y crece en densidades extremadamente pequeñas. Consecuentemente atrae menores cantidades de visitantes con relación a la floración de *Hamelia patens* que, en contrapartida, produce muchas flores por individuos. Según Franceschinelli (1989), flores distribuidas de manera agrupada inducen el comportamiento territorial mientras que flores dispersas, en general dificultan la formación de territorios y estimulan visitas de colibríes que vuelan a mayores distancias durante su forrajeo. Para *Costus pulverulentus*, poseer un tubo largo, ligeramente curvado con el néctar acumulado en el interior de la corola, hace que el recurso quede disponible solo para visitantes que presentan una forma y tamaño de pico que se ajuste a las dimensiones y forma de esta corola. Los colibríes del grupo Phaethorninae son los mejores adaptados para visitar este tipo de corola por presentar un pico largo y curvado que se ajusta a la morfología de estas flores (Sick 1997).

En *Hamelia patens* la morfología de sus flores no restringe el acceso a los visitantes florales por presentar un tubo más corto con relación a las flores de *Costus pulverulentus*. Esta planta fue visitada por el colibrí *Amazilia tzacatl* del grupo Trochilinae. Sin embargo, Lasso & Naranjo (2003) reportaron que esta especie puede ser visitada por *Amazilia amabilis*, *Chalybura urochrysis*, *Klais guimeti*, *Thalurania colombica*, *Florisuga mellivora*, *Lampornis alolaema* (Trochilinae), *Phaethornis longuemareus* (Phaethorninae) y algunas especies de mariposas.

Las flores de *Costus pulverulentus* presentan mayores volúmenes y concentraciones de azúcar en el néctar (Tabla 1) que las flores de *Hamelia patens*. Sin embargo, la cantidad de recurso disponible en *H. patens*, para los colibríes en un momento dado es mayor, pues las flores están arregladas en inflorescencias. Esto quizás podría compensar el hecho de la pequeña producción de néctar por flor (Buzato, 1995). Estas diferencias morfológicas de los tubos de las corolas son suficientes para segregación de los visitantes florales. Mientras tanto, la variación en la disponibilidad de recursos también representa estrategias para separación de los grupos visitantes más importantes para la dispersión del polen en cada especie.

Estas dos especies aunque poseen síndromes semejantes, y florecen en el mismo periodo, no comparten polinizadores. Estas separaciones del uso del recurso benefician a los polinizadores y a las plantas. Deste el punto de vista de los colibríes, puede existir menor competencia por recursos y para las plantas menores tasas de pérdidas de polen en flores de otras especies.

## Referencias

Buzato, S. 1995. Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades da Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

Endress, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press.

Feinsinger, P. 1983. Coevolution and Pollination. In: Futuyma, D.J. & Slatkin, M. (eds). Coevolution. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts. p.282-310.

Franceschinelli E. V. 1989. Biologia da reprodução de espécies de Helicteres: H. brevispira, H. ovata e H. sacarolha. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas.

Lasso, E. & Naranjo, M.E. 2003. Effect of pollinators and Nectar Robbers on nectar production and pollen deposition in *Hamelia patens* (Rubiaceae). *Biotropica* 35(1): 57-66.

Sick, H. 1997. Ornitologia Brasileira. Rio de Janeiro: Ed. Nova Fronteira, 912p. Beija-flores: Família Trochilidae, Pp.433-465.

Stiles G.F. & Skutch, 1995. Guía de Aves de Costa Rica. Edición Copyright, 580 pp.

## RESPUESTA AL TOQUETE: ¿QUE CREE USTED QUE HACEN LOS RENACUAJOS?

Mariana Pueta

**Resumen:** Los animales pueden aprender a responder diferencialmente ante presentaciones repetidas de un estímulo. Describí el comportamiento de renacuajos expuestos a presentaciones repetidas de un estímulo táctil que simulaba el ataque de un depredador. Se realizaron estimulaciones a cada individuo en dos fases de 10 ensayos cada una. En cada ensayo registré el tiempo que los individuos permanecían quietos. Bajo un riesgo simulado de depredación, los renacuajos fueron capaces de alterar su comportamiento sensibilizando la respuesta. Los individuos evidenciaron plasticidad en su comportamiento en la dirección lo cual minimiza del riesgo de depredación

**Palabras clave:** aprendizaje, depredación, plasticidad fenotípica, renacuajos.

### Introducción

Muchos animales tienen la habilidad de evaluar el riesgo de depredación y reaccionar para reducir la probabilidad de ser depredados (Altweeg 2002). Entre las estrategias para evitar la depredación se encuentran las defensas inducibles; las cuales son expresadas solo en individuos expuestos a algún estímulo relacionado con un depredador durante el desarrollo temprano. Mientras que las defensas constitutivas (i. e., genéticamente predeterminadas) proveen un amplio rango de protección, las defensas inducidas pueden variar dependiendo específicamente del depredador involucrado, permitiendo a un individuo adecuar rápidamente su fenotipo al ambiente. Las defensas inducibles parecen ser una buena solución en situaciones donde los depredadores son variables en presencia o abundancia, y las presas pueden detectarlos por medio de encuentros no letales u otras claves (Mc Collum & Leinbergen 1997).

Los animales pueden aprender a responder diferencialmente ante presentaciones repetidas de un estímulo. Osea, la presa puede alterar su conducta en respuesta a estímulos de un depredador (Anholt & Werner 1999). Entre los mecanismos más sencillos de aprendizaje se encuentran aquellos que involucran un aumento (sensibilización) o una disminución (habitación) en la respuesta, asociada a presentaciones repetidas del estímulo provocador (Leahey & Harris 1996).

En larvas de renacuajos, el comportamiento característico ante un depredador suele ser la disminución en la actividad (Anholt & Werner 1999; observaciones personales). Luego de observar algunos encuentros entre larvas de renacuajos y depredadores del género *Belostoma*, pude observar que ante la presencia del depredador, el renacuajo por unos pocos segundos intenta un escape activo, pero luego se queda inmóvil. Para intentar indagar en los mecanismos que determinan estos comportamientos, describí el comportamiento de renacuajos expuestos a presentaciones repetidas de un estímulo táctil.

### Métodos

Colecté 31 larvas de anuros de diferentes especies en una charca temporaria de la Estación Biológica La Selva, Heredia, Costa Rica. Se mantuvo a los renacuajos en laboratorio, en condiciones similares de temperatura, luz y alimentación. Los animales fueron divididos en tres categorías de tamaño: pequeño (10 a 20 Mm), mediano (21 a 30 Mm) y grande (31 a 43 Mm.). El diseño del experimento consistió en colocar a

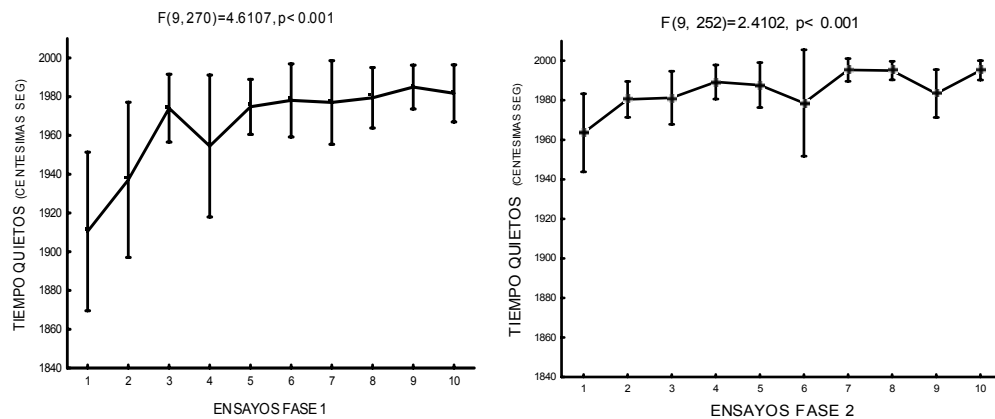


renacuajos de a uno por vez y realizar estimulaciones en dos fases de 10 ensayos de 20 segundos cada uno. En cada ensayo se volvía a presentar el estímulo. Los renacuajos eran tocados suavemente en un costado con una bombilla plástica (Fase 1) y con un elemento de metal (Fase 2). El cambio de estímulo entre fases se realizó para descartar que los renacuajos se hayan adaptado al plástico. Entre ambas fases se presentó un estímulo deshabitador (se giraba el recipiente), para descartar que la respuesta observada se debiera a la fatiga de los individuos durante el experimento.

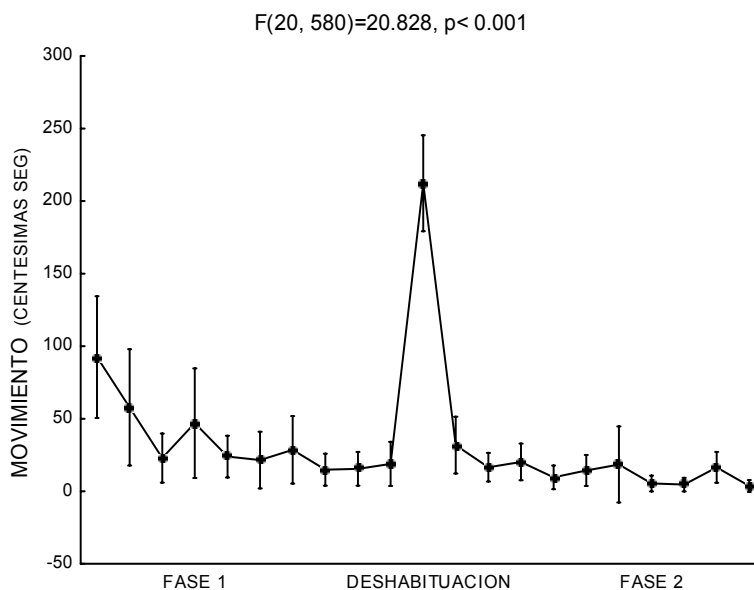
En cada ensayo se registró el tiempo que los renacuajos se estaban moviendo, y luego este valor se restó a la duración del ensayo, obteniendo así el tiempo que los individuos permanecían quietos. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando ANOVAs de medidas repetidas.

## Resultados

La conducta de los renacuajos no estuvo influenciada por su tamaño ( $F(2, 27) = 1.40, p = 0.263$ ). Los renacuajos mostraron una sensibilización en la respuesta al ser sometidos a estimulación táctil (Fig. 1). A lo largo de los ensayos en la Fase 1, el tiempo que permanecieron quietos se incrementó notablemente; en la Fase 2 se observó que la respuesta permanece en el tiempo y que esta no podría deberse a fatiga, ya que, durante la deshabitación los renacuajos volvieron a activarse (Fig. 2).



**Fig. 1.** Respuesta de los renacuajos a las estimulaciones táctiles.



**Fig. 2.** Movimiento de los renacuajos durante el experimento.

## Discusión

Bajo un riesgo simulado de depredación, los renacuajos fueron capaces de alterar su comportamiento. Este estudio concuerda con muchos otros en los que se han reportado cambios conductuales en larvas de anuros ante peligro de depredación (Anholt et al., 2000; Richardson 2001). La sensibilización encontrada en la respuesta de los renacuajos, demuestra que son capaces de responder rápidamente ante un estímulo externo y mantener ese comportamiento en el tiempo. Los renacuajos utilizados provinieron de una charca temporaria, en donde muchos factores varían como el tiempo disponible para desarrollarse, la abundancia de recursos y el conjunto de depredadores y competidores (Anholt et al., 2000). La rápida plasticidad fenotípica en rasgos de la conducta podría resultar ventajosa para individuos que se desarrollan en estos ambientes poco predecibles (Newman 1992).

Del mismo modo, que renacuajos de distintos tamaños respondan en forma similar puede deberse a que pertenecían a la misma charca, donde las condiciones ambientales y el potencial riesgo de depredación podría resultar similar para todos, y por ello evidenciar respuestas similares.

Las larvas de anuros evidenciaron plasticidad en su comportamiento en la dirección minimiza el riesgo de depredación ante un estímulo externo que intentaba simular ese riesgo. Algunos autores enfatizan el hecho que esta plasticidad implica un costo, ya que la inversión en estas estrategias podría afectar el tiempo de forrajeo y resultar en una disminución en desarrollo y crecimiento (Mc Collum & Leinbergen 1997; Van Buskirk 2000). El éxito en el desarrollo de estas estrategias estará dado, entonces, en función de la impredecibilidad de los depredadores.

## Referencias

Altweeg R. 2002. Predator-induced life-history plasticity under time constraints in pool frogs. *Ecology* 83: 2542-2551.

Anholt, B. R. & E. E. Werner. 1999. Density- Dependent consequences of Induced Behavior. Pp 218-230. En R. Tollrian & C. D. Harvell (Eds.) *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton Univ. Press, N. J.

Anholt, B. R., Werner, E. E. & D. K. Skelly. 2000. Effect of food and predators on the activity of four larval ranid frogs. *Ecology* 81: 3509-3521.

Leahey T. H. & R. J. Harris. 1996. *Aprendizaje y Cognicion*.

Mc Collum, S. A. & J. D. Leinbergen. 1997. Predator-induced morphological changes in an amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color. *Oecologia* 109: 615-621.

Newman, R. A. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *BioScience* 42: 671-678.

Richardson, J. M. L. 2001. A comparative study of activity levels in larval anurans and response to the presence of different predators. *Behavioral Ecology* 12: 51-58.

Van Buskirk, J. & S. A. McCollum. 2000. Functional mechanisms of an inducible defence in tadpoles: morphology and behaviour influence mortality risk from predation. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 336-347.

## RESPUESTAS FUNCIONALES DE DEPREDACIÓN: IMPORTANCIA DEL TAMAÑO DEL DEPREDADOR

Romina E. Principe

**Resumen.** Uno de los factores más importante para un consumidor es la abundancia del recurso alimentario. La relación entre la tasa de consumo individual y la densidad de la comida se conoce como respuesta funcional. En este estudio evalué el efecto del tamaño del depredador sobre las respuestas funcionales de depredación en Odonata. Los organismos de menor tamaño tienen una tasa metabólica más alta, por lo tanto se espera que los depredadores más pequeños no alcancen un límite en el consumo de presas y presenten una respuesta funcional tipo I, mientras que los depredadores de mayor tamaño presentarán una respuesta tipo II, en la que el consumo alcanza un límite cuando la densidad de presas es alta. Se colocaron depredadores pequeños y grandes con diferentes densidades de presas y se midió el número de presas consumidas a distintos tiempos. Los depredadores grandes no presentaron una respuesta funcional tipo II en el rango de abundancias de presas medidas, pero se observó una disminución en el consumo de presas a altas densidades. Los depredadores pequeños consumieron más a mayores densidades de la presa, presentando una respuesta funcional tipo I.

**Palabras clave:** depredación, Odonata, respuesta funcional, tamaño de depredadores.

### Introducción

Uno de los factores de crucial importancia para un consumidor es la abundancia del recurso alimentario, ya que si el recurso es escaso, el depredador deberá invertir más energía buscando el alimento. En general, mientras mayor sea la abundancia de comida, más come el consumidor. La relación entre la tasa de consumo individual y la densidad de la comida se conoce como respuesta funcional (Begon et al. 1986). Pueden reconocerse tres tipos de respuestas funcionales. En la respuesta funcional tipo I el depredador consume más a medida que se incrementa la abundancia de la presa (Holling 1959 en Gotelli 2001), aumentando la tasa de consumo linealmente.

La respuesta funcional más frecuentemente observada es la respuesta funcional tipo II, en la cual el consumo aumenta en función de la densidad de la presa pero gradualmente se desacelera, hasta que se alcanza un máximo en el cual el consumo permanece constante, independiente de la densidad de la presa. La tasa de consumo depende de la eficiencia de búsqueda y del tiempo de manipulación de la presa (Begon et al. 1986). En la respuesta funcional tipo III la tasa de consumo también alcanza una asíntota, pero la curva tiene una forma sigmoideal. En consecuencia, la tasa de consumo se acelera a bajas densidades de presa, pero decrece a altas densidades hasta alcanzar la asíntota (Gotelli 2001).

Se ha observado que algunos parasitoides de la familia Ichneumonidae, tienen diferentes respuestas funcionales de acuerdo a su estado de madurez (Griffiths 1969). Esto sugiere que el tamaño de los organismos, posiblemente condiciona el tipo de respuesta funcional de depredación. Generalmente, en una misma especie, los organismos de menor tamaño tienen una tasa metabólica más alta, ya que se encuentran en una etapa de crecimiento acelerado en la que deben procesar y asimilar una mayor cantidad de materia.

Sobre la base de estas premisas, es posible afirmar que la respuesta funcional de depredación depende del tamaño del organismo. En consecuencia, un organismo de tamaño grande presentará una respuesta funcional tipo II. Esto significa que a una misma abundancia de comida, un depredador grande comerá más que uno pequeño, pero en cierto momento alcanzará su límite en el consumo de presas. En cambio, un depredador pequeño, comerá siempre menos que el grande y en consecuencia no

alcanzará el límite de consumo, por lo que presentará una respuesta funcional tipo I. El objetivo de este estudio es evaluar el efecto del tamaño del depredador sobre las respuestas funcionales de depredación en Odonata.

## Métodos

Realicé el estudio en la estación biológica "La Selva". Para la realización de la experiencia colecté individuos de Libellulidae en un pantano y los clasifiqué en pequeños (4-6 mm) y grandes (8-19 mm). Como presas utilicé larvas de Diptera de las familias Simuliidae, Psychodidae, y Chironomidae colectadas en quebradas y charcas temporarias.

Los depredadores fueron colocados por separado en placas con diferentes número de presas: 5, 10, 20 y 30 presas. Repliqué cada ensayo tres veces y medí el número de presas consumidas en diferentes tiempos: al cabo de 1 h, de 2 h, de 5 h y 10 h desde el comienzo de la experiencia. Analicé el ajuste de la respuesta funcional de los depredadores pequeños y grandes a una función lineal y logística respectivamente.

## Resultados

Registré un aumento gradual en el consumo de presas a lo largo del tiempo en depredadores pequeños y grandes (Fig. 1). La respuesta funcional del depredador pequeño se ajustó a una función lineal mientras que la respuesta del depredador grande no se ajustó a una función logística (Fig.2). Observé además, que a bajas densidades de la presa, los depredadores grandes comen más que los pequeños, pero cuando la abundancia de las presas aumenta, los depredadores grandes disminuyen su consumo y los pequeños siguen consumiendo hasta que en un determinado momento comen más que los grandes.

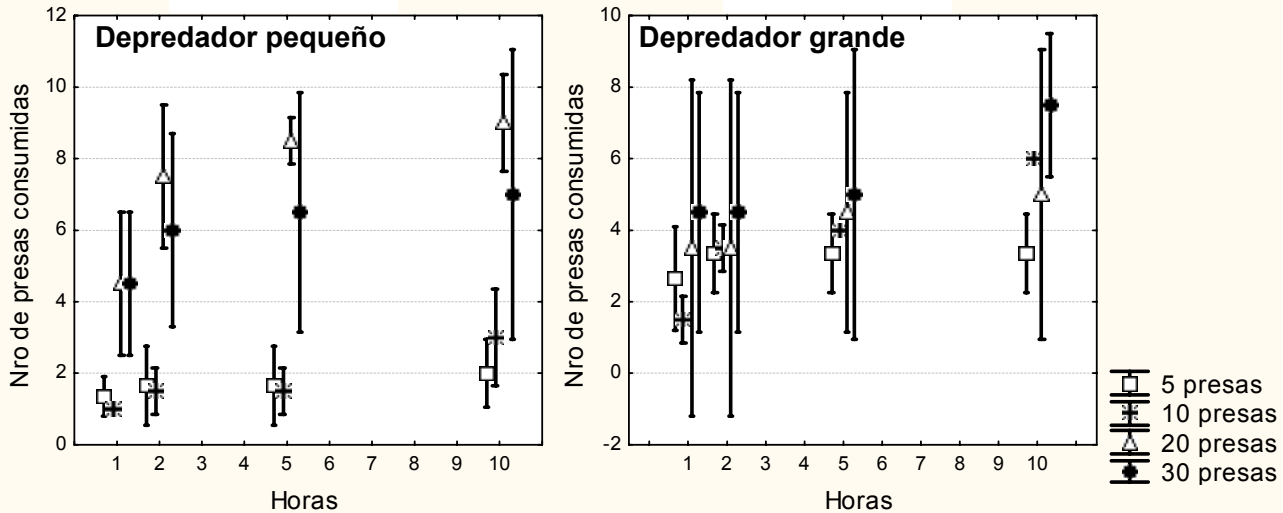
## Discusión

Los resultados obtenidos no me permiten afirmar que los depredadores grandes presenten una respuesta funcional tipo II ya que la respuesta medida no se ajustó a una función logística. Sin embargo, es importante considerar que probablemente la asíntota se alcance a una mayor abundancia de presas, ya que se observó que la tasa de consumo comenzó a decrecer a altas densidades de la presa. Por otra parte, los depredadores pequeños presentaron una respuesta funcional tipo I como predije. Sin embargo, a altas densidades de la presa, los depredadores de menor tamaño consumieron más que los depredadores de mayor tamaño, lo que indica que están teniendo una mayor tasa de consumo. Cuando la abundancia de presas es alta, aumenta la cantidad de organismos disponibles para consumo, por lo que el tiempo que el depredador debe invertir buscando la presa es mucho menor. En ese mismo momento, los depredadores grandes parecen alcanzar el límite en el consumo, el cual está dado principalmente por la capacidad del estómago y por la velocidad con que éste puede ser vaciado (Thompson 1975). En este caso, los depredadores pequeños, con una alta tasa metabólica, procesan el alimento más rápidamente. En consecuencia, a elevadas densidades de la presa, pueden comer más que los depredadores grandes. Los diferentes tipos de respuestas funcionales tienen distintos efectos sobre la dinámica de las poblaciones de depredadores y presas (Begon et al. 1986, Gotelli 2001). Si la tasa de consumo se desacelera a altas densidades de la presa, entonces las presas con alta densidad poblacional tendrán menos chance de ser afectadas por depredación. Por otra parte, si la tasa de consumo se acelera en función de la abundancia de las presas, entonces los individuos a altas densidades serán los más afectados.

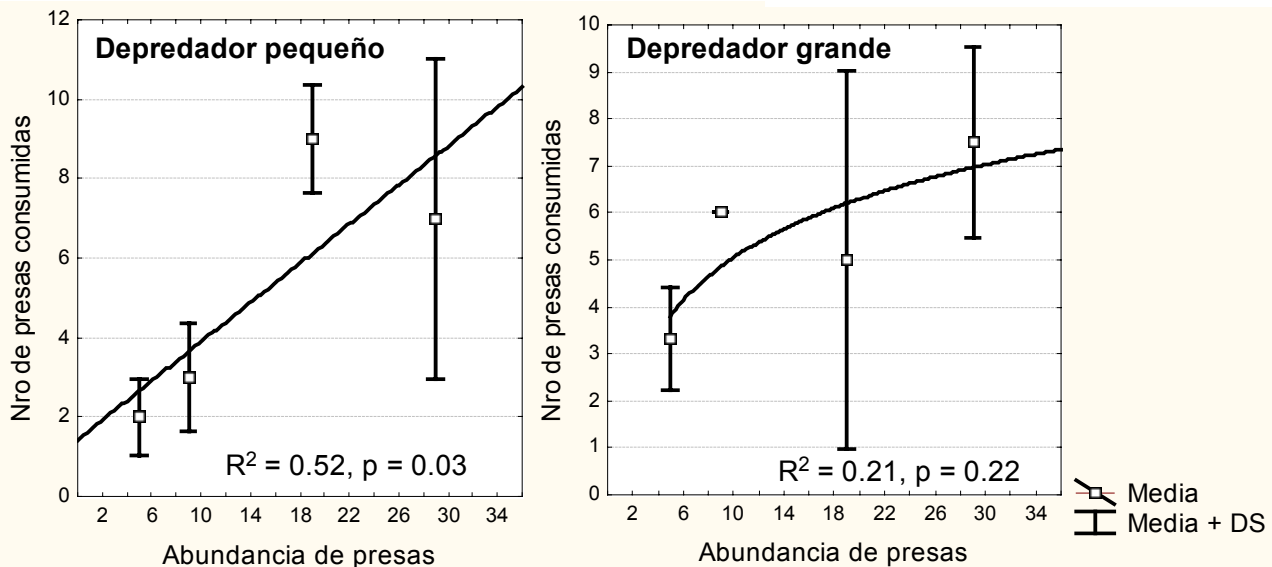
Los resultados demuestran que el efecto del depredador sobre la presa es dependiente de la densidad cuando los depredadores son pequeños, ya que éstos comen más cuando aumenta la abundancia de presas. Esto tendría un efecto

estabilizador de la dinámica de las poblaciones implicadas en la interacción (Begon et al. 1986). Sin embargo, si efectivamente los depredadores de mayor tamaño alcanzan el límite en el consumo a abundancias mayores a las medidas, el efecto sobre la dinámica de la interacción depredador-presa, sería desestabilizador. Sería interesante evaluar cual es el efecto que predomina en la estructuración de esta interacción, ya que aparentemente el tamaño de los depredadores la estaría afectando diferencialmente.

Es importante considerar, sin embargo, que las respuestas funcionales de depredación son sólo un elemento dentro de la multiplicidad de factores que pueden afectar la dinámica de la interacción de estas poblaciones.



**Fig. 1.** Variación del consumo de presas por depredadores grandes y pequeños a lo largo del tiempo



**Fig. 2.** Ajuste de las respuestas funcionales de los depredadores considerando el número de presas consumidas al cabo de 10 h. La respuesta del depredador pequeño se ajustó a una función lineal y la del depredador grande a una función logarítmica.

## Referencias

- Begon, M.; J. L. Harper & Colin R. Townsend. 1986. Ecology. Individuals, populations and communities. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts.
- Gotelli, N. J. 2001. A Primer of Ecology. 3<sup>o</sup> edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts.
- Griffiths, K. J. 1969. Development and diapause in *Pleolophus basizonus* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Canadian Entomologist*, 101: 907-914.
- Thompson, D. J. 1975. Towards a predator-prey model incorporating age-structure: te effects of predator and prey size on the predation of *Daphnia magna* by *Ischnura elegans*. *Journal of Animal Ecology*, 44: 907-916.

## Nota Corta

### **MUSA VELUTINA EN LA SELVA: DISPERSIÓN DE UNA ESPECIE EXÓTICA**

Karla Barquero V.

**Palabras clave:** dispersión, especies exóticas, especies invasoras, *Musa velutina*

El intercambio humano ha generado un movimiento de especies sin precedentes que repercute seriamente sobre la flora y fauna local (Primack *et al* 2001). En general, las especies invasoras pueden contribuir a incrementar el riesgo de extinción de las nativas al ser más exitosas en los nuevos hábitats que colonizan (Meffe y Carroll 1994).

No obstante, las especies exóticas están limitadas por sus patrones de dispersión y su éxito reproductivo (Meffe y Carroll 1994). Los patrones de dispersión se relacionan con factores como la densidad y capacidad de dispersión de los adultos, su fecundidad y la distancia que alcancen las semillas. Estos a su vez, influyen sobre las tasas de germinación y sobrevivencia, determinando el éxito reproductivo real de los individuos (Clark *et al* 1998). De este modo, si se puede inferir el proceso de dispersión de una especie exótica a partir de observaciones en el campo tomando en cuenta estos factores (Clark *et al* 1999), se podrían tomar decisiones de manejo adecuadas en los sitios donde ocurre la invasión.

La especie *Musa velutina* (Musaceae) es una planta exótica que recientemente se ha dispersado hacia dentro de los linderos de la Estación Biológica La Selva, en Sarapiquí, Costa Rica. Produce frutos de color llamativo, dehiscentes a la madurez, que contienen gran cantidad de semillas y son posiblemente apetecidos por aves y murciélagos.

Observé individuos de *Ramphocelus passerinii* alimentándose de los frutos de esta planta en el sector Flamíneas y posteriormente encontré varias plantas adultas fructificando en las parcelas del proyecto “Huertos”, ubicadas junto al bosque secundario entre los senderos Occidental (SOC) y Tres Ríos (STR). A partir de estas observaciones, me propuse evaluar en forma preliminar el alcance de la dispersión de *M. velutina* en La Selva para determinar si la invasión por la especie está alcanzando el interior del bosque.

Para determinar el alcance de la invasión, elegí una parcela de *C. odorata* dentro del área de “Huertos” en la que observé una alta densidad de adultos con frutos y plántulas de *M. velutina*. Consideré esta parcela como el foco de invasión de mayor influencia sobre el bosque aledaño y mapeé todos los individuos (adultos y plántulas) encontrados a lo largo de 4 transectos. Cada transecto cubría un área de 55 m x 5 m, y estaba separado por 5 m del siguiente. Establecí la posición de cada individuo observado con ayuda de una brújula, anotando su distancia lineal al punto de muestreo y el ángulo de desviación de éste. Consideré como adultos a todas las plantas con flores o frutos y como plántulas a los individuos cuya altura fuera menor de 50 cm.

Fuera de la parcela focal, establecí 6 transectos secundarios de 60 m x 5 m en dirección NO hacia el bosque, y 4 en un claro a partir del marcador de distancia de 950 m en el SOC. En estos también localicé todos los individuos con el método descrito anteriormente (Fig. 1).

Exploré el bosque secundario ubicado junto al STR con un recorrido paralelo al sitio de estudio en busca de plántulas de la especie invasora. Adicionalmente, localicé el claro más cercano dentro de este bosque y lo exploré mediante 2 transectos de 55 m x 5 m.

Localicé un total de 111 plántulas y 26 adultos reproductivos en el área recorrida. Encontré una mayor abundancia de individuos en la parcela focal que en las áreas aledañas ( $X^2 = 7.80$ ,  $p = 0.005$ ), así como más adultos en esta que en los alrededores ( $X^2 = 14.22$ ,  $p < 0.0002$ ). Esto apoya mi decisión de considerar esta parcela como el foco de invasión desde el cual se dispersa la población hacia el bosque, pues

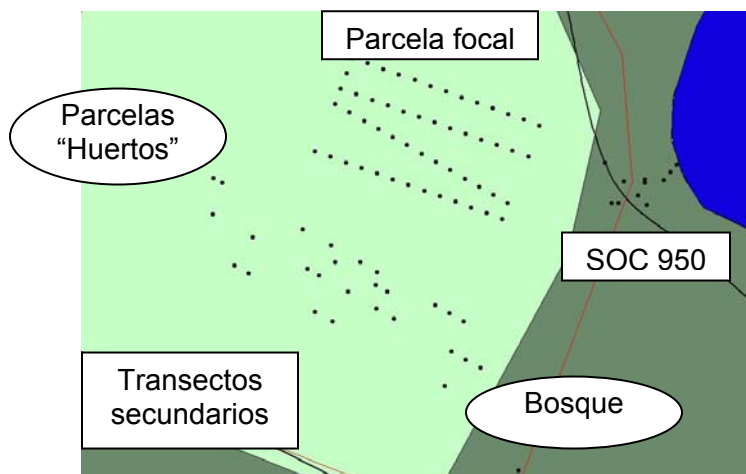


estos adultos deben haber fructificado en el último año luego de que cesó el mantenimiento que les daba el proyecto “Huertos”. Por esta razón, se podría asumir que las plántulas observadas en los transectos secundarios son la progenie de estos adultos, producto de semillas que fueron movilizadas por dispersores animales como aves y murciélagos, que cubren mayores distancias que las que se logran simplemente por dispersión vegetativa.

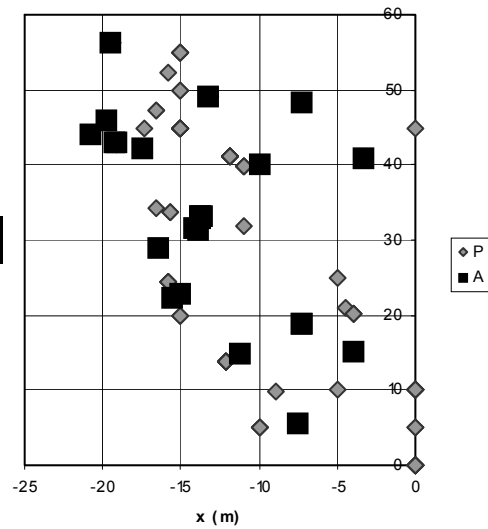
Obtuve una matriz de distancias entre individuos por medio de un análisis de grupos en STATISTICA 6.0 y construí un gráfico de dispersión (Fig. 2) que me permitió observar la distribución aproximada de los individuos en el espacio dentro de la parcela focal. Encontré que las plántulas tienden a estar agregadas alrededor de los adultos, pero la distancia promedio entre adultos y plántulas está relacionada sólo marginalmente con el número de plántulas cercanas a cada adulto ( $r = 0.11$ ,  $p = 0.53$ ; Fig. 3).

No encontré ningún individuo de *M. velutina* en las inspecciones dentro del bosque ni en el claro aledaño, a diferencia de lo observado en el claro del sitio SOC 950. Sin embargo, este último colinda con el río Puerto Viejo y está más cerca de la zona de Flamíneas, desde donde se están dispersando las plantas hacia el interior de la reserva. Por otro lado, la vegetación en este claro está dominada por gramíneas y hay mayor apertura en el dosel, lo que permite la llegada de luz directa al suelo. En contraste, el claro del bosque maduro está dominado por helechos y otras plantas de crecimiento denso que bloquean la llegada de luz a los estratos inferiores, lo que podría ser un factor limitante para el desarrollo de las plántulas de *M. velutina*. Nunca observé a esta especie en los sitios sombreados aledaños al área focal, como una plantación de *Euterpe oleracea*, donde sí crecen plántulas de *Heliconia imbricata*. Frecuentemente encontré esta heliconia en los mismos sitios que *M. velutina*, pero esta parece ser más tolerante a la sombra que la especie exótica. Es posible que *H. imbricata* sea una mejor competidora en ambientes de poca luz, y además limite el éxito de colonización de plántulas de *M. velutina* por acceso a espacio, por crecer de forma agregada y densa.

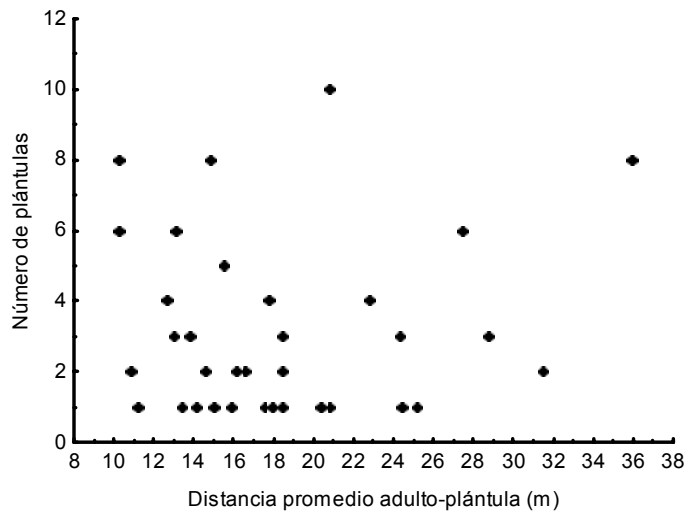
Mis observaciones y resultados sugieren que en este momento *Musa velutina* no se está expandiendo dentro del bosque. Es posible que las bajas densidades que observé sean producto del poco tiempo que ha tenido la especie dentro de La Selva. El progreso de colonización por esta especie debería ser monitoreado de cerca por el personal de la estación para poner en práctica planes de manejo o erradicación de ser necesario, antes de que los costos económicos y ambientales sean demasiado elevados.



**Fig. 1.** Mapa de los puntos de conteo en los transectos utilizados para el inventario de individuos de *Musa velutina*. Parcelas del proyecto “Huertos” y bosque secundario aledaño, La Selva, Sarapiquí.



**Fig. 2.** Gráfico de dispersión con la ubicación relativa de las plántulas (P) y adultos (A) encontradas dentro de la parcela focal. Parcelas del proyecto “Huertos”, La Selva, Sarapiquí.



**Fig. 3.** Relación entre la distancia promedio entre cada adulto con las plántulas y el número de plántulas vecinas en la parcela focal.

## Referencias

- Clark, J.S., E. Macklin y L. Wood. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68(2): 213-235.
- Clark, J.S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin y J. Hillerislambers. 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80(5): 1475-1494.
- Meffe, G.K. y C.R. Carroll. 1994. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates,
- Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger y F. Massardo. 2001. Especies exóticas, enfermedades y sobreexplotación. Pp 225-230. En Primack, R., R. Rozzi, Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo (Eds.). *Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas Latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México D.F.

## DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *WELFIA GEORGII* (ARECACEAE) SEGÚN SU CATEGORÍA DE EDAD EN UN BOSQUE LLUVIOSO TROPICAL

Karolina Fierro Calderón

**Resumen.** Estudie la distribución espacial de *Welfia georgii* con el objetivo de evaluar si el grado de agrupación estaba relacionado con la edad de los individuos. Establecí cinco categorías de edad, siendo I la más joven y V la más vieja. Para las categorías I a IV, en una parcela de 20 x 25 m determine densidad, distancia promedio al vecino más cercano e índice de agrupación de Clark y Evans. Para la categoría V use un área de 40 x 40 m. Las plántulas presentaron un patrón de distribución agregado, que atribuyo al tipo de dispersión de las semillas por medio de mamíferos terrestres. Las otras categorías de edad presentaron distribución espacial aleatoria, que atribuyo a la alta tasa de mortalidad de los juveniles a causa de limitaciones por luz, daño mecánico y competencia intraespecífica.

**Palabras clave:** Categoría de edad, distribución espacial, *Welfia georgii*.

### Introducción

La distribución espacial de los organismos puede reflejar los procesos y el resultado de las interacciones entre individuos dentro de una misma población (Clark et. al 1995). En muchos casos, el patrón de distribución cambia conforme aumenta la edad de los individuos, debido a interacciones intraespecíficas, interespecíficas o a factores ambientales. *Welfia georgii* es un sistema de estudio propicio para estudiar los cambios de distribución espacial durante diferentes etapas de su vida, ya que los individuos de diferentes edades pueden ser reconocidos con facilidad.

*Welfia georgii* es una palma relativamente rara en bosques primarios, pero ocasionalmente en algunos lugares la densidad de esta especie es alta (Vandermeer 1983). Esta palma crece más rápido en condiciones medias y altas de luminosidad, y es considerada una especie de bosques secundarios, ya que presenta un mayor número de individuos cuando hay claros (Vandermeer 1983).

Al menos nueve especies diferentes de mamíferos y aves están involucradas en el proceso de dispersión de sus semillas (Vandermeer 1983); la mayoría de ellos consumen el fruto y dejan las semillas bajo la copa de la planta materna, pero otros desplazan las semillas hasta sus madrigueras o perchas de alimentación. En este contexto, determiné si la distribución espacial de esta especie está relacionada con la edad de los individuos. Debido al tipo de dispersión de las semillas y a los procesos posteriores de mortalidad denso-dependientes, esperaba que los individuos jóvenes estuvieran agrupados y los individuos adultos tuvieran una distribución regular.

### Métodos

Realicé este estudio en el Sendero Experimental Sur 50 m, dentro de la Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica. Establecí categorías de edad para individuos de *W. georgii*. La primera categoría eran plántulas hasta aproximadamente 0.5 m, cuando sólo presentaban un pina bifurcada. La segunda categoría fueron juveniles hasta 1 m de altura, los cuales ya tenían unas pocas pinas en sus hojas. La tercera, juveniles hasta 1.8 m con sus hojas saliendo desde el suelo. La cuarta, subadultos mayores a 1.8 m pero a los cuales todavía no se les veía el tallo. La quinta, adultos con tallos bien diferenciados.

Hice recorridos de 20 m deteniéndome cada 2 m para tomar la distancia y el ángulo de cada individuo que veía. De esta forma hice un muestreo en un área de 20 x

25 m. Para los adultos recorrí un área de 40 x 40 m buscando un mayor número de individuos ( $n > 4$ ). Mapee las palmas y calculé la distancia entre individuos de cada categoría de edad.

Posteriormente calculé la distancia promedio al vecino más cercano ( $r_A$ ), la densidad de individuos para cada categoría de edad ( $d$ ) y la distancia esperada para el vecino más cercano ( $r_E$ ). Con estos valores determiné el índice de agregación para cada categoría de edad ( $R$ ). Cuando  $R$  es igual a 1, el patrón espacial es al azar. Cuando  $R$  se aproxima a cero, el patrón es agrupado y cuando  $R$  se aproxima al límite superior de 2.15, el patrón es regular. Probé la desviación de un patrón al azar, para el valor de  $R$  de cada categoría (Krebs 2002). Este es uno de los métodos usados para analizar los patrones de distribución de las especies. Clark y Evans (1954 de Krebs 1989) consideran la distancia promedio de un individuo al vecino más cercano como la medida más relevante para medir el índice de agrupación, pero también tienen en cuenta la densidad de los organismos dentro del área de muestreo (Krebs 2002). Use esta medida de dispersión, ya que ofrece la posibilidad de comparar entre categorías de edad controlando la variación en la abundancia de los individuos por área de muestreo.

## Resultados

En la parcela de 20 x 25 m encontré 20 plántulas, 12 juveniles, 10 juveniles 2 y 24 subadultos; en la parcela de 40 x 40 encontré 12 individuos adultos. La densidad de individuos disminuyó conforme aumentaba la categoría de edad, con excepción de la categoría IV, la cual presentó el mayor número de individuos por unidad de área. El índice de agrupación fue similar entre las categorías I, II y V, pero la categoría I fue la única que presentó un patrón de distribución agregado (Tabla 1). Las categorías III y IV presentaron índices de agrupación similares y su patrón de distribución fue igual al de las categorías II y V, con una distribución al azar. El promedio de la distancia al vecino más cercano, fue mayor en los individuos adultos y menor en las plántulas. De nuevo la categoría IV no coincide con el aumento progresivo de la distancia entre los vecinos más cercanos, observado en las otras categorías (Figura 1 y 2).

**Tabla 1.** Densidad ( $d$ ), índice de agregación ( $R$ ), distancia promedio al vecino más cercano ( $r_A$ ), valor de  $z$  y probabilidad para cada categoría de edad.

Categoría de edad	$d$	$R$	$r_A$	$z$	$p <$	Patrón de distribución
I	0.040	0.648	1.620	2.450	<b>0.007</b>	<b>Agrupada</b>
II	0.026	0.899	2.787	0.548	0.294	Azar
III	0.020	1.123	3.971	0.569	0.287	Azar
IV	0.048	1.003	2.288	0.020	0.464	Azar
V	0.008	0.866	5.000	0.691	0.245	Azar

## Discusión

Mis resultados apoyan la idea de que la distribución espacial de *W. georgii* está determinada por la edad de los individuos. Vandermeer y colaboradores (1979) determinaron que algunos mamíferos terrestres como ratones, agutis y pecaríes, pueden ser al mismo tiempo importantes depredadores y dispersores de las semillas de *W. georgii*. Si los ratones llevan los frutos a sus madrigueras y los agutis consumen los frutos sin dañar la semilla, puede que estén llevando las semillas a un lugar lejano y depositando varias semillas; si estas germinan juntas, las plántulas podrían presentar una distribución espacial agrupada.

A medida que la plántula crece sus condiciones de luminosidad determinarán la velocidad de crecimiento de la palma (Vandermeer 1983). Al mismo tiempo el riesgo de mortalidad aumenta conforme disminuye la distancia a una palma adulta (Vandermeer 1977), ya que las grandes frondas al caer ocasionan un gran daño mecánico e incluso la muerte a individuos de la misma especie u otras especies. Esto explicaría la razón por la cual la densidad de los individuos más viejos disminuye y la distancia al vecino más cercano aumenta. En conclusión, sólo las plántulas presentarán una distribución agrupada como consecuencia de su forma de dispersión.

Las diferencias encontradas para los individuos de la categoría IV respecto a las variables densidad y distancia promedio al vecino más cercano, pueden ser explicadas por la dificultad de diferenciar entre las categorías III y IV. La medida de altura que use para distinguir entre categorías, fue muy variable y se solapaba ampliamente. Esto podría explicar la alta densidad de individuos comparado con otras categorías, lo cual es resultado de un sobre-conteo de palmas.

## Referencias

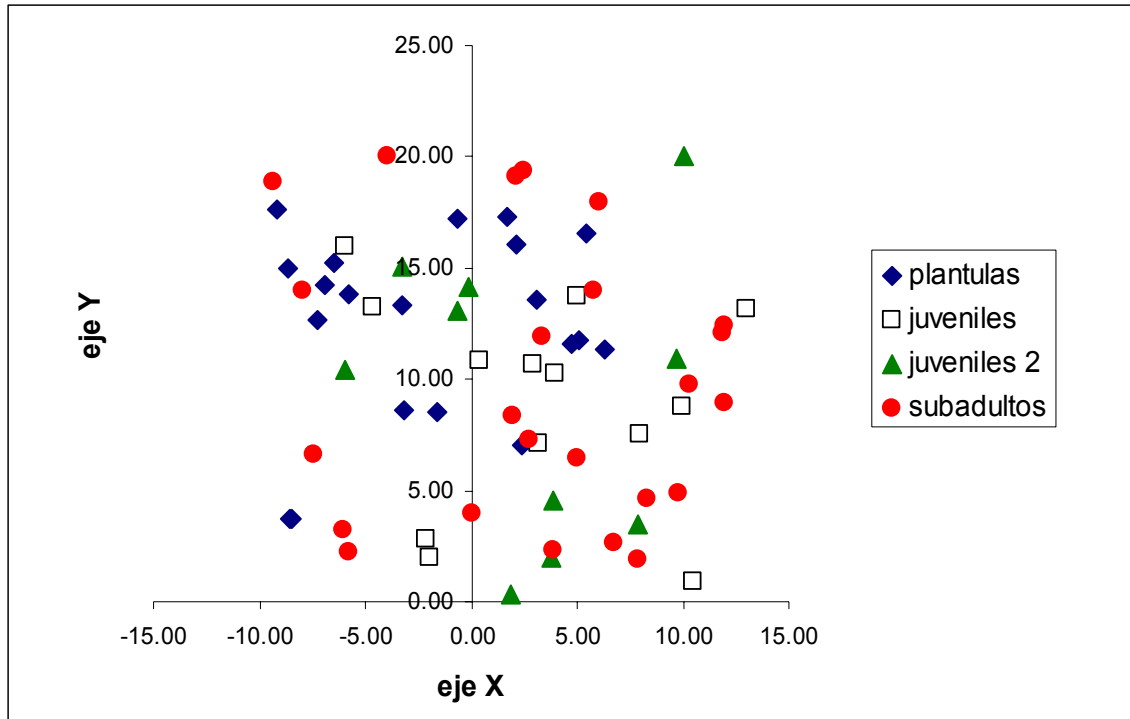
Clark, D.A., D.B. Clark, R. Sandoval y M.V. Castro. 1995. Edaphic and human effects on landscape scale distribution of tropical rain forest palms. *Ecology* 76 (8): 2581- 2594.

Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper and Row editorial. New York. Pp 125 - 130.

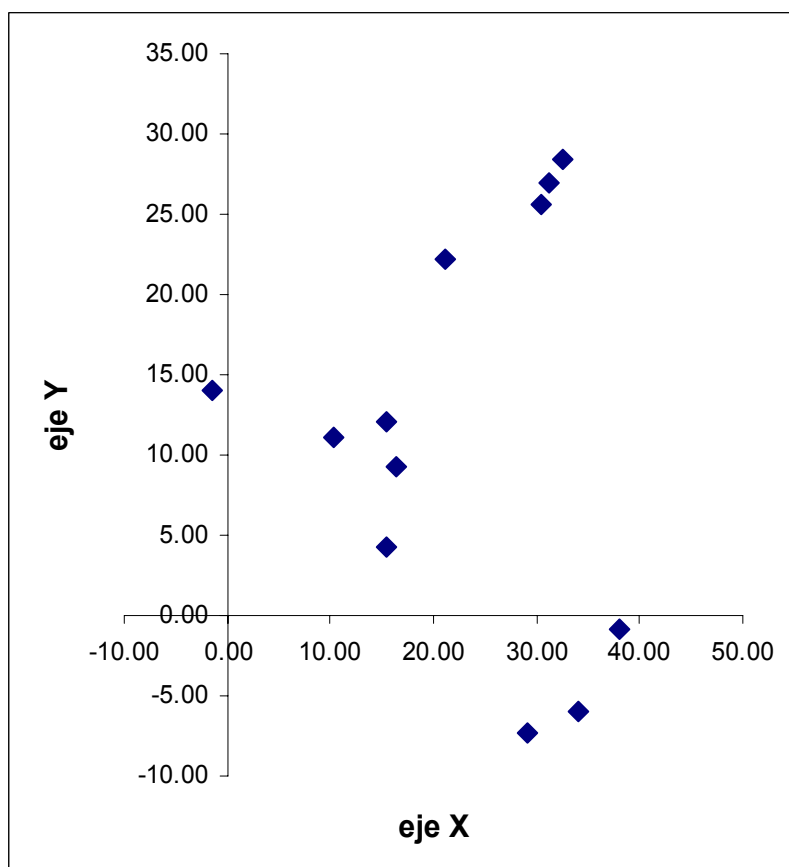
Vandermeer, J.H. 1977. Notes on density dependence in *Welfia georgii* (Palmae) a lowland rainforest species in Costa Rica.

Vandermeer, J. *Welfia georgii*. En: D.H. Janzen. 1983. *Costa Rica Natural History*. University of Chicago Press. Chicago. Pp 346-349.

Vandermeer J.H., J. Stout y S. Risch. 1979. Seed dispersal of a common Costa Rican rain forest palm (*Welfia georgii*). *Tropical ecology* 20 (1): 17 - 26.



**Fig 1.** Distribución espacial de plántulas, juveniles, juveniles 2 y subadultos en *Welfia georgii*.



**Fig 2.** Distribución espacial de adultos en *Welfia georgii*

## ANÁLISIS DEL USO DE PALMAS (ARACACEAE) POR EL BÁQUIRO DE COLLAR (*Tayassu tajacu*) A PARTIR DE RASTROS.

Emiliana Isasi Catalá

**Resumen.** Determiné si los báquiros utilizan las palmas como fuentes de recursos y si están seleccionando especies de palmas en relación con la presencia o ausencia de frutos. El trabajo lo realicé en la Estación Biológica La Selva utilizando principalmente el análisis de rastros como evidencia indirecta para determinar el uso de los recursos de las palmas y la preferencia de las especies. Encontré uso diferencial de las especies de palmas que en algunos casos estuvo relacionada con la presencia de frutos. Aparentemente los frutos de las palmas consisten en una parte fundamental en su dieta.

**Palabras clave:** bosque húmedo, forrajeo, rastros, *Tayassu tajacu*.

### Introducción

La abundancia y disponibilidad de los recursos influye sobre el comportamiento de forrajeo de los organismos. Dentro de la familia Tayassuidae, *Tayassu tajacu* es una especie diurna que se encuentra en grupos de entre 1-20 individuos. Presentan una dieta omnívora basada principalmente en frutos, semillas y raíces. Se ha reportado que los frutos duros representan una parte importante en su dieta, destacándose aquellos producidos por las especies de la familia Arecaceae (Emmons 1999 y Reid 1997).

En la estación biológica La Selva existe una alta diversidad de palmas. Allí la población de *T. tajacu* pareciera estar aprovechando el recurso abundante de frutos que estas proporcionan. Observaciones del patrón de comportamiento que reflejan los rastros (principalmente las huellas) permiten detectar las especies vegetales a las cuales acuden estos animales para alimentarse y la intensidad con la que buscan los recursos. Esto se debe principalmente a que los báquiros suelen viajar formando una sola fila por pequeñas sendas y se dispersa en el sotobosque para alimentarse (Emmons 1999). Este tipo de conducta es fácil de reconocer, por lo que las huellas pueden ser buenos indicadores de la composición y frecuencia de uso de especies vegetales en su dieta.

El objetivo de este trabajo fue determinar si las palmas presentes en la estación biológica La Selva pueden ser consideradas como fuentes de alimento para *T. tajacu*, y determinar cuáles especies de palma están siendo más utilizadas en relación con la presencia o ausencia de frutos.

### Métodos

El trabajo de campo lo realicé en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. El muestreo lo llevé a cabo en los senderos Camino Experimental Sur (entre los 50 y 300 m de recorrido) y Camino Experimental Norte (entre los 550 y 700 m). Cada 50 m del sendero caminé dentro del área boscosa contando el número de rastros de báquiros asociados a palmas. Un rastro consistía en una señal de forrajeo, es decir en una muestra de actividad de búsqueda del recurso alimentario. Por otra parte, la amplitud del rastro (distancia cubierta por las huellas en señal de búsqueda sobre una palma) fue considerada como un estimador del grado de utilización de cada especie.

Realicé 2 cuadros de 1x1 m en áreas con palmas y áreas sin palmas. En todos los casos conté el número de rastros de búsqueda de alimento por *T. tajacu*. En la misma área del bosque, realicé un conteo de 45 minutos del número de palmas en las que se encontraban señales de forrajeo por parte de los báquiros, registrando la especie de palma sobre la que se había producido la búsqueda y midiendo el radio de

impacto de la búsqueda (el cuál tomé a partir del tallo de la palma y hasta el punto en el que las huellas dejaban de presentar un patrón de forrajeo). Medí la altura de la palma en los casos que era factible (estimé las mayores de 2 m) y determiné la presencia de frutos y el número de infrutescencias por planta. Este muestreo lo realicé alternadamente a derecha e izquierda del sendero.

Utilizando una prueba t, comparé el número de señales encontradas entre áreas con palmas y áreas sin palmas. Para determinar si existía un uso diferencial entre especies de palmas o si la presencia de frutos determinaba la intensidad de las señales, realicé análisis de covarianza utilizando como variable respuesta el radio de forrajeo y como covariable la altura de las palmas

## Resultados

En 11 puntos de muestreo registré la presencia de señales de *T. tajacu* en un total de 199 palmas. Las especies de palmas que fueron utilizadas por los báquiros fueron: *Asterogyne* sp., *Bactris* sp., *Cryosophila* sp., *Geneoma congesta*, *G. Cuneata*, *G. interrupta*, *Socratea* sp., *Prestoea* sp. y *Welfia* sp. Las palmas eran mucho más utilizadas por *T. tajacu* ( $3.91 \pm 1.93$ ) que las áreas alejadas de las palmas ( $0.55 \pm 0.80$ ) ( $t = 4.02$ ,  $gl = 42$ ,  $p < 0.01$ ). Estimé dos tipos de comportamiento de forrajeo. El primero, el cuál definí como forrajeo de búsqueda amplia, se caracterizó por la presencia de huellas alrededor de todo el tallo de las palmas. El segundo lo definí como de excavación o de búsqueda específica, ya que la perturbación era de pequeñas excavaciones en el suelo junto al tallo de la planta. Estos tipos de forrajeo no se presentaron de manera homogénea entre todas las especies de palmas. Las palmas altas (*Bactris* sp., *Cryosophila* sp., *G. congesta*, *Socratea* sp., *Prestoea* sp. y *Welfia* sp) presentaron una mayor frecuencia de visitas por búsqueda, mientras que en las pequeñas (*Asterogyne* sp., *G. Cuneata* y *G. interrupta*) por excavación ( $X^2 = 54.9$ ,  $p < 0.01$ ).

En cuanto al comportamiento de búsqueda, no todas las palmas fueron visitadas con la misma intensidad ( $F = 4.49$ ,  $gl = 7$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 1A). La altura resultó ser un factor importante sobre el radio de búsqueda de los báquiros ( $F = 47.17$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.01$ ), por lo que al considerarla como covariable eliminé el efecto de la caída del fruto. Solo *G. interrupta* fue utilizada en menor intensidad que el resto de las especies. *Welfia* sp., *G. congesta* y *Socratea* sp., presentaron un nivel de preferencia similar. La intensidad de uso de las otras especies no fue significativamente diferente.

El comportamiento de excavación no fue similar entre especies ( $F = 3.64$ ,  $gl = 7$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 1B), y la altura también fue un factor importante sobre los patrones de forrajeo de los animales ( $F = 22.26$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.01$ ). Las especies que están siendo más utilizadas por *T. tajacu* fueron *G. congesta*, y las menos utilizadas *G. interrupta*, *G. cunesta* y *Socratea* sp. El resto de las especies presentó un patrón de uso similar.

Al relacionar estos patrones de uso con la presencia o ausencia de frutos, encontré que respecto al comportamiento de búsqueda, la distancia ocupada por las huellas de los báquiros es mayor cuando las palmas presentan frutos ( $130.3 \pm 42.4$ ,  $n = 31$ ) que cuando no los presentan ( $82.2 \pm 42.4$ ,  $n = 42$ ) ( $F = 4.01$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0.04$ ). En cuanto a las excavaciones, el radio de presencia de señales entre palmas con frutos ( $53.3 \pm 21.3$ ,  $n = 23$ ) y sin frutos ( $48.3 \pm 18.9$ ,  $n = 89$ ) fue similar ( $F = 0.56$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0.45$ ).

## Discusión

Las palmas fueron utilizadas como una fuente de recursos para *T. tajacu*, encontrándose más señales de forrajeo asociadas a las palmas que fuera de ellas. Las palmas son unas de las familias más abundantes del sotobosque estudiado y pueden producir frutos a los largo de todo el año (Gómez 1986). Esto puede explicar la



búsqueda selectiva de áreas de palmas para forrajear. Torrealba (1993) reporta que los báquiros pueden reconocer los parches que contienen alimentos abundantes y optimizar el tiempo de forrajeo dirigiéndose exclusivamente a estos. Según Torrealba (1993), la dieta de los báquiros está comprendida en un 70% por frutos, de los cuales un 48% son frutos de semillas duras como es el caso de los frutos de palma (Torrealba 1993).

Considerando ambos tipos de comportamiento de forrajeo, encontré que no todas las especies de palmas eran visitadas con igual intensidad. En el caso del comportamiento de búsqueda, la presencia de frutos determinó la intensidad del forrajeo. Sin embargo, hubo casos en los que los individuos de cierta especie de planta fueron visitados aunque no tuvieran frutos disponible. Es posible que los báquiros no reconozcan específicamente si un individuo presenta o no frutos, sino que buscan permanentemente palmas durante todo el año, independientemente de si está o no fructificada

Acorde a esto, la presencia de frutos no parece estar determinando la frecuencia de aparición de rastros asociados a las palmas. Las excavaciones cerca del tallo de la palma quizás no estén relacionadas con la búsqueda de frutos maduros sino con la búsqueda de frutos viejos de la propia palma u incluso otros recursos como larvas de insectos o raíces. Las palmas que presentaron en mayor proporción este tipo de forrajeo se caracterizan por presentar frutos pequeños poco carnosos en cuyo interior existe un pequeña nuez (Henderson 1990) la cual pudiera ser atractiva como recurso alimentario para los báquiros.

Otra hipótesis es que los báquiros estén alimentándose de los tallos y raíces de las palmas. Aunque esto ha sido reportado (Henderson 1990), solo encontré dos casos en los que los tallos y raíces de las palmas habían sido masticados, por lo que esta opción no explica completamente el patrón encontrado.

En resumen, las palmas proporcionan un recurso alimentario atractivo para *T. tajacu*. Sin embargo, estos animales están utilizando más ciertas especies que otras. En algunos casos la selección de las especies esta relacionada con la presencia de frutos. Las huellas, aunque no nos permiten determinar con precisión la composición de la dieta de estos organismos, nos ayudan a inferir sobre ciertas conductas y patrones generales de preferencias alimenticias.

## Referencias

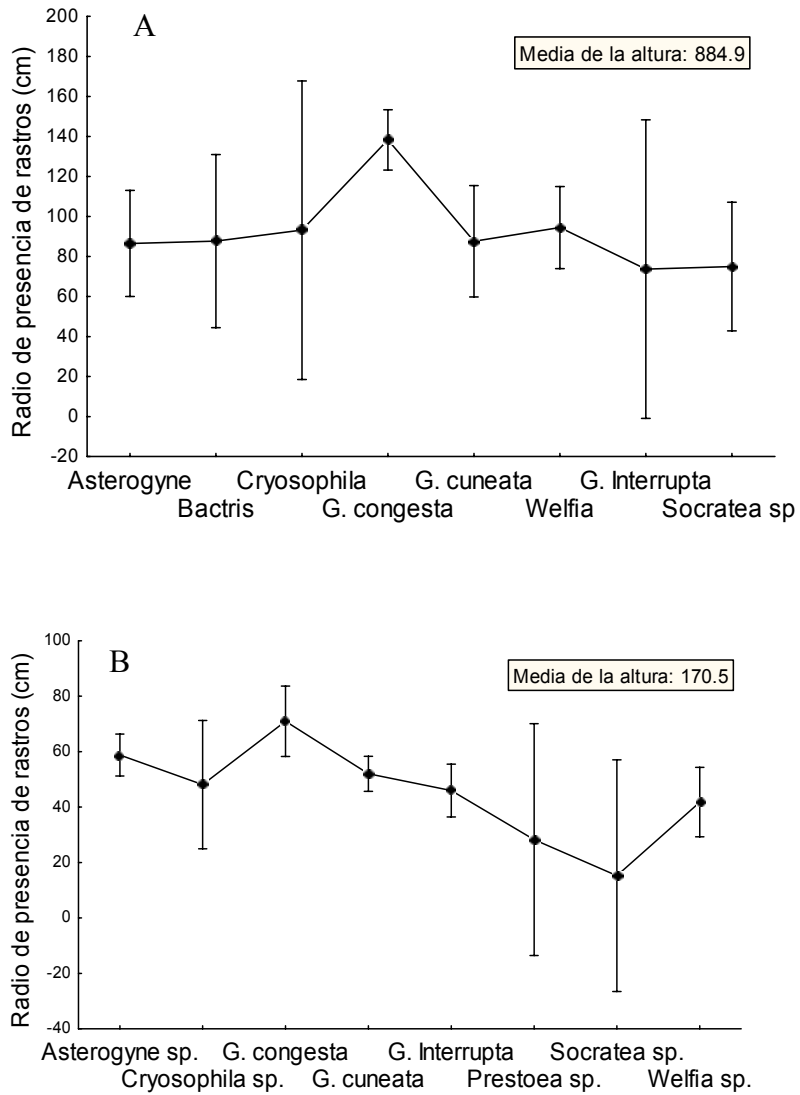
Emmons, L., 1999. Mamíferos de los bosques húmedos de América Tropical. Una guía de campo. Editorial F.A.N., Bolivia. Pp xv + 298

Gómez, L., 1986. Vegetación de Costa Rica. Apuntes para una biogeografía costarricense. Vegetación y clima de Costa Rica. Volumen 1. Editorial Universidad Estatal a Distancia. San José de Costa Rica. Pp. 327.

Henderson, A., 1990. Araceae. Part I. Introduction and the Iriarteinae. Flora Neotropical. Monograph 53.

Reid, F., 1997. A field guide to The mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. Oxford. Pp xiv + 333.

Torrealba, I., 1993. Ecología de los grupos de báquiros (*Tayassu tajacu*) y daños que ocasionan en los cultivos vecinos a la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad Nacional. Costa Rica. pp 197.



**Figura 1.** Radio de presencia de rastros para cada una de las especies de palma visitadas por *T. tajacu*. A solo señales de búsqueda, B solo señales de excavación.

# PALO VERDE



## Nota Corta

### HORMIGAS MOTORIZADAS Y PERDIDAS? INTEGRACION DE VÍAS POR *Ectatomma ruidum*

Carlos L. Vinueza, Oscar Laverde, Sandra P. Galeano, Adriana López y William Wcislo

**Edita:** Karla Baquero

**Palabras clave:** *Ectatomma ruidum*, integración de vías, señales visuales

La integración de vías es un sistema de ubicación que utilizan algunos organismos para desplazarse lejos del nido y poder regresar rápidamente sin perderse. En este sistema, se combinan la desviación de los ángulos y las distancias recorridas para definir la trayectoria más corta de regreso al nido (Potegal *et. al* 1982) junto a todo esto las señales visuales son indispensables en el proceso de ubicación.

Las colonias de *Ectatomma ruidum* tienen de 50 a 150 individuos, las cuales construyen sus nidos con una sola entrada, forrajean solas y de manera errática en los alrededores del nido en busca de insectos y néctar (Franz & Wislo 2003). Nuestro objetivo fue determinar si estas hormigas son capaces de memorizar el desplazamiento desde el nido a un punto en particular. Si lo hacen, los individuos de *Ectatomma* poseen uno de los mecanismos necesarios en el proceso de integración de vías que sería la memoria. Esperamos que si las hormigas son desplazadas desde un punto inicial hacia un punto final, sin que vean o perciban el movimiento, la dirección que tomaran una vez termine el movimiento será determinada por el aprendizaje obtenido durante la llegada al punto inicial (Fig. 1).

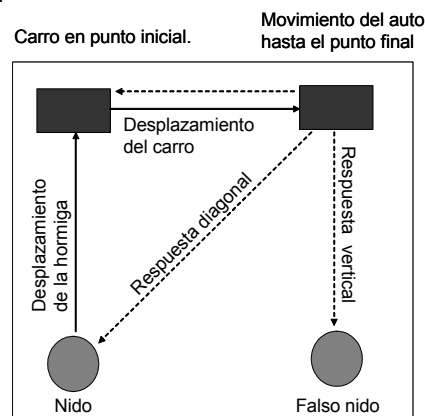
Construimos un paisaje artificial con cajas de cartón de 50 por 55cm y por 20 cm de alto, con un orificio de 10 cm de diámetro ubicado en una esquina del cajón que estaba directamente conectado a la entrada del nido de las hormigas (Fig 1). Adicionalmente, hicimos un orificio en el extremo opuesto del cajón imitando el de la entrada pero esta vez sin contacto con el suelo. Este fue utilizado como distractor para eliminar el efecto visual generado por el orificio del nido. Utilizamos un auto de juguete construido por la Ant General Motors (que cumple con todos los requisitos impuestos por la oficina central de tránsito y vías del mundo paralelo de las hormigas (Int 54 Obs. Per.) con una cabina cerrada donde ubicamos un cebo de agua azucarada para atraer las hormigas hacia el auto y lograr que entraran en la cabina, evitando que las hormigas percibieran el movimiento. El auto fue ubicado a 30 cm frente al nido con una cuerda que permitió desplazar el auto con las hormigas hasta una posición final dentro del paisaje artificial (Fig 1).

Una vez las hormigas estuvieron entrenadas en el arte de subir al carro, este fue movido (25 cm aproximadamente) hacia un extremo de la caja. Dicho desplazamiento era en sentido perpendicular al desplazamiento que habían realizado las hormigas para llegar al auto. Reportamos la dirección a la que se dirigía la hormiga al descender del auto de acuerdo con tres categorías: diagonal (línea "recta" entre la posición final del auto y el nido) esto significaría que las hormigas se guían por señales visuales o porque notaron el movimiento, vertical (línea "recta" entre la posición final del auto y el falso nido) que implicaría que las hormigas no utilizan señales visuales y vuelven por integración de vías, u horizontal (línea "recta" entre la posición final e inicial del auto) esto implicaría que están perdidas. Adicionalmente, registramos el tiempo que tardaba cada hormiga al descender del auto, para llegar al nido, al falso nido o al sitio de posición inicial del auto. Las hormigas no mostraron un patrón claro en su dirección de desplazamiento al descender del auto, de manera que se desplazaron en dirección diagonal, horizontal y vertical indiferentemente ( $\chi^2 = 3.568$ ;  $p > 0.05$ , Fig. 2) regresando finalmente siempre al nido. Dicho desplazamiento ocurrió en pocas ocasiones de forma recta y en la mayoría de los casos se dio de forma sigmooidal o errática pero semejando

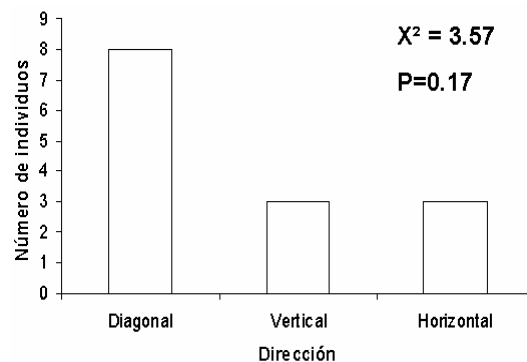
una de las tres direcciones previamente determinadas. En algunos casos, las hormigas llegaban a un punto central en el camino entre su nido y el falso nido, y después de un tiempo se dirigían hacia el falso nido. Solo al acercarse y entrar en el orificio, regresaban directamente hacia el nido real. El tiempo promedio en llegar al nido, al falso nido o a la posición inicial del auto fue similar en los tres casos: horizontal ( $43.75 \pm 35.72$  n= 3 seg); diagonal ( $42.3 \pm 8.8$  n= 8) y vertical ( $48.6 \pm 43.8$  n= 3). La respuesta de las hormigas pareció estar determinada principalmente por señales visuales, pues éstas no percibían el movimiento al encontrarse dentro de la cabina durante el desplazamiento. La mayoría de desplazamientos tuvieron una trayectoria diagonal, sugiriendo que el desplazamiento está influenciada por la marca visual generada por el nido o por las señales presentes en los muros del paisaje artificial o porque las hormigas notaron el movimiento realizado. Se sabe que el sentido de la visión está altamente desarrollado en esta especie y que las señales que utilizan estos organismos pueden ser variadas y pueden influir a diferentes escalas en su comportamiento (Franz & Wcislo 2003). Al parecer no se dio un proceso de aprendizaje de las vías que tomaron, el cual posiblemente fue opacado por la cercanía y presencia de señales visuales.

## Referencias

- Collet, T. Collet, M. y Wehner, R. 2001. *The guidance of desert ants by extended landmarks*. *The Journal Experiment Biology* 204: 1635-1639.
- Franz, N. M. & W. T. Wcislo. 2003. Foraging behavior in two species of *Ectatomma* (Formicidae: Ponerinae): individual learning of orientation and timing. *Journal of insect behavior* 16: 381 – 409.
- Potegal, M. 1982. *Vestibular and neostriated contributions to spatial orientation*. In *Spatial Abilities: Developmental and Physiological Foundations* (ed. M. Potegal), pp. 361–387. New York: Academic Press.



**Fig. 1.** Diseño del paisaje artificial. Ubicación del auto en el punto inicial y final. Líneas negras indican desplazamientos, las líneas punteadas indican las tres posibles respuestas.



**Fig. 2.** Número de individuos que tomaron las diferentes direcciones al bajar del auto.

## COMPARACION DEL TAMAÑO CORPORAL ENTRE HORMIGAS PROVENIENTE DE COLONIAS EN FUNDACION Y ESTABLECIDAS

Francisco Bascopé S., Jimena Puyana, Dora Susanibar, Diego Cadenas, Susana Chamorro y Frank Joyce.

**Editor:** Karolina Fierro-Calderón

**Resumen.** Evaluamos las diferencias en el tamaño corporal entre hormigas obreras de *Pseudomyrmex spenicola* de colonias jóvenes establecidas en plantas pequeñas de *Acacia collinsii* y colonias maduras establecidas en plantas grandes. Encontramos que las obreras de colonias jóvenes son más pequeñas que las de colonias maduras, lo que corresponde a lo reportado para otras especies de hormigas. Encontramos una relación directamente proporcional entre el número de cuernos de las plantas pequeñas y el largo total de las obreras. Esta diferencia en el tamaño quizás se deba a la cantidad de alimento que ofrece la planta a medida que va creciendo, y que sirve para alimentar las larvas inicialmente por la reina y luego por algunas obreras.

**Palabras clave:** *Acacia collinsii*, cornizuelos, *Pseudomyrmex spenicola*.

### Introducción

Durante la ontogenia de algunas colonias, las hormigas que la conforman presentan cambios en su tamaño corporal. Así, el tamaño de las hormigas obreras varía entre colonias jóvenes y maduras, y aumentan en promedio a medida que crece la colonia (Holldobler & Wilson 1990). Sin embargo, los factores que determinan el tamaño, las tasas de crecimiento, tiempo de madurez y otras características de la vida de las hormigas son poco conocidas (Fernández 2003).

Una probabilidad es que el alimento podría estar determinando el crecimiento de las hormigas desde el momento de la colonización hasta que la colonia llegue a su madurez (com. per. Joice, F.). Una posible consecuencia de presentar diferentes tamaños corporales a lo largo de la ontogenia, es que hormigas grandes pueden acceder a recursos diferentes de los que pueden acceder hormigas más pequeñas, lo cual puede estar ligado a las necesidades de la colonia en el tiempo. Las relaciones hormiga-planta son muy comunes en ecosistemas tropicales y subtropicales, ocurriendo interacciones entre diferentes especies de plantas vasculares (e. g. *Triplaris*, *Tachigalia*, *Cordia*, *Ateleiade*, *Acacia*) y hormigas (e. g. *Azteca*, *Crematogaster*, *Cephalotes*, *Pseudomyrmex*). Las interacciones entre *Acacia collinsii* y *Pseudomyrmex spenicola* es un ejemplo de estos casos, donde la hormiga depende en mayor o menor grado de la planta por comida y vivienda; y las plantas dependen de las hormigas para su protección de insectos fitófagos y plantas vecinas competidoras (Janzen 1966). Estas hormigas se alimentan de los nectarios extraflorales y de cuerpos de Belt que contienen lípidos y aminoácidos (estos últimos son el único recurso para alimentar a las larvas).

El proceso de colonización de estas hormigas en las Acacias presenta tres fases: (1) La fundación, una vez copulada la reina busca un sitio nuevo donde establecer su nido, si es éste un cornizuelo, la hormiga escoge una espina tierna, la perfora y se establece en la planta; coloca sus huevos dentro y se encarga de cuidar y alimentar a su primera camada de obreras. Esta planta pequeña puede ser colonizada por varias reinas a la vez y de especies diferentes, ocurriendo una competencia entre ellas por ser la única reina que ocupe el árbol (Janzen 1991). (2) Una vez se establece la reina, la colonia comienza a crecer, produciendo hormigas obreras para colonizar toda la planta. Estas obreras cumplen funciones de búsqueda de alimentos, mantenimiento del nido y defensa de la colonia. (3) En la fase de reproducción, en la cual se destina mucho alimento para los huevos no fertilizados (machos), y nutrición

extra para algunos huevos fertilizados (hembras), la colonia puede detener o aún disminuir su crecimiento (Fernández 2003).

Según Janzen (1991), *P. spinicola* presenta un tamaño máximo de 6 mm; sin embargo, no se conoce si existen variaciones en el tamaño corporal de esta especie entre obreras de colonias con diferentes edades. Nuestro objetivo fue probar si el tamaño corporal de las obreras varía dependiendo del tiempo de establecimiento de la colonia, bajo el supuesto que plantas pequeñas presentan colonias jóvenes y plantas grandes presentan colonias ya maduras.

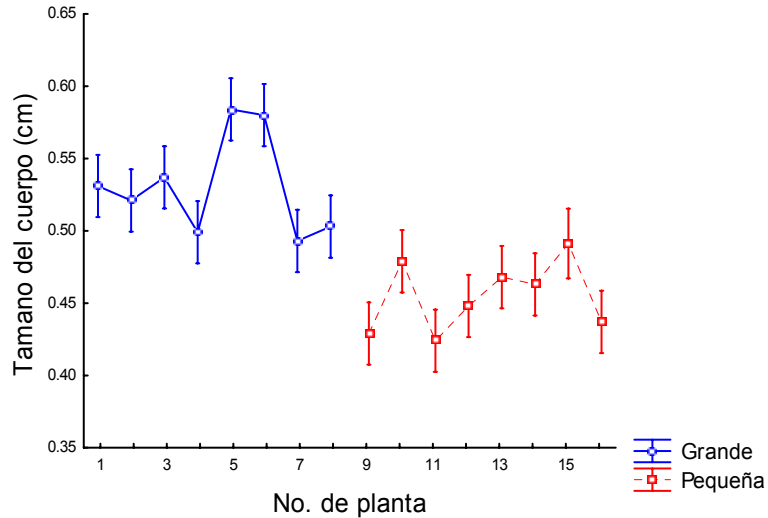
## Métodos

Trabajamos en la Estación Biológica Palo Verde durante la estación seca. Escogimos dos tamaños de cornizuelos de *Acacia collinsii*; pequeños o rebrotes hasta una altura no mayor a 0.5 m y cornizuelos grandes con alturas entre 1.5 m - 6 m. Recolectamos un total de 16 muestras de plantas, ocho pequeñas y ocho grandes de dos sitios diferentes. Para ambos casos medimos la altura de la planta. En plantas pequeñas contamos el número de espinas. Cortamos el rebrote y rama de los cornizuelos e inmediatamente los depositamos en bolsas plásticas con alcohol para preservar las hormigas de *P. spinicola*. En el laboratorio verificamos que los rebrotes de cornizuelos presentaran reinas, una vez comprobado esto; separamos 10 hormigas de cada muestras (grandes y pequeñas), posteriormente medimos el largo del cuerpo y el ancho de la cabeza. Hicimos una prueba de ANOVA anidando las plantas en los dos tamaños de planta para analizar diferencias entre el largo del cuerpo de hormigas y el tamaño de la cabeza, en función del tamaño de la planta. Realizamos una prueba *a posteriori* de Duncan para comparar los tamaños de las hormigas entre los dos grupos. También hicimos una correlación para determinar la relación entre el largo de las hormigas y el número de espinas de plantas pequeñas (rebrotes). No se realizó este análisis en plantas grandes ya que no fue posible contar sus cornizuelos.

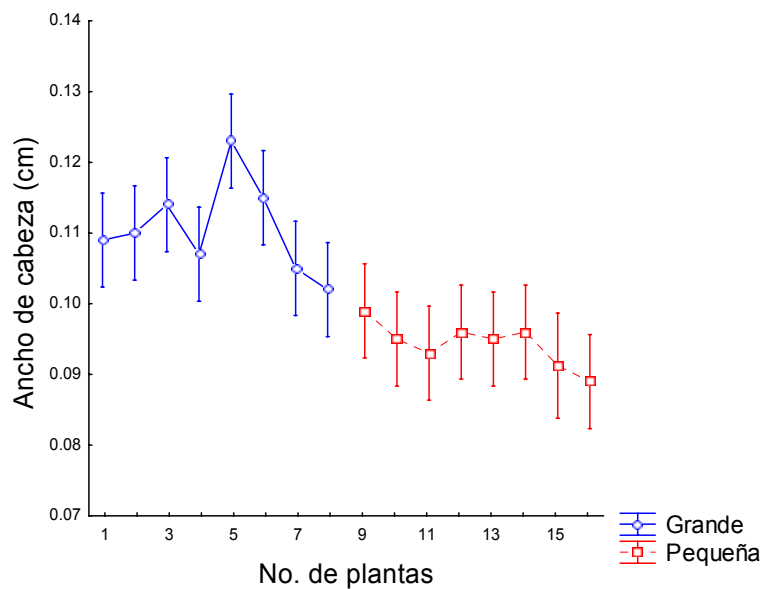
## Resultados

Encontramos que las hormigas provenientes de plantas pequeñas (colonias jóvenes) fueron más pequeñas que las provenientes de plantas grandes (colonias maduras) ( $F= 191.9$ , gl 1,  $p = 0.001$  Fig 1). Las hormigas de plantas pequeñas se hacían significativamente más grande (gl 14,  $F = 7,5$ ,  $p = 0.001$ , Fig. 1) en la medida que aumentaba el tamaño de la planta, lo cual es evidente al observar la relación existente entre el número de cuernos (medida indirecta del tamaño de la planta) y el tamaño de las obreras ( $n = 8$ ,  $r = 0,77$ ;  $p < 0.05$ ). Al comparar el tamaño de la cabeza obtuvimos que las hormigas de plantas pequeñas tenían cabezas más pequeñas que las provenientes de plantas más grandes (gl 1,  $F= 92.8$ ,  $p = 0.001$ , Fig. 2).

Encontramos que la variación en el tamaño de hormigas en plantas grandes y pequeñas no es abrupta, sino que ocurre un cambio continuo en su crecimiento. Algunos tamaños de hormigas de plantas pequeñas fueron similares a los de hormigas de plantas grandes.



**Fig. 1.** Relación entre el tamaño de las plantas (de 1 a 8 plantas grandes y de 9 a 16 plantas pequeñas) y el tamaño del cuerpo de *P. spinicola*.



**Fig. 2.** Relación entre el tamaño de las plantas (de 1 a 8 plantas grandes y de 9 a 16 plantas pequeñas) y el ancho de la cabeza de *P. spinicola*.

## Discusión

El tamaño de las hormigas en colonias jóvenes fue menor que en colonias maduras. Esto puede ser una consecuencia de que la reina no logra conseguir la misma cantidad de alimento que las obreras, las cuales dan más alimento a las larvas y por tanto estas son más grandes, la reina ve limitada su búsqueda de recursos en la planta porque abandonar el cuerno representa incrementar la probabilidad de que otra reina lo ocupe.

Estas limitaciones de las reinas por conseguir alimento podrían tener como consecuencia que la primera cohorte sea más pequeña en tamaño y cantidad, lo cual podría ser una ventaja para la reina ya que así no tendría que conseguir demasiado alimento (como el que demandarían larvas grandes) y consecuentemente se alejaría por menos tiempo del nido, evitando exponerlo a la colonización de otra reina.



Encontramos que el tamaño de las hormigas en colonias jóvenes esta asociado al número de cornizuelos presentes en las plantas pequeñas. Esto apoya indirectamente mi hipótesis ya que generalmente el número de cornizuelos es una medida indirecta del número de hojas, y por tanto alimento, para las larvas. En conclusión, el tamaño de las hormigas de colonias jóvenes es menor que el de las colonias maduras, y esta diferencia estaría relacionada con las limitaciones que presenta la reina en buscar alimento en los primeros estadios de la colonia.

### **Referencias**

Fernandez, F. 2003. Introducción a las hormigas de la región neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. pp 398.

Holldobler, B & E. D. Wilson. 1990. The ants. The Belknap Press. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. Pp 773

Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, Vol 20, No. 3. pp. 249-275.

Janzen, D. H. 1991. Historia natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica.

## DEPREDACIÓN EN *GUAZUMA ULMIFOLIA* POR *AMBLYCERUS CISTELINUS*. ¿SI USTED FUERA ÁRBOL QUE HARÍA?

Horacio Ballina, Margarita Ríos, Karolina Fierro Calderón, Francielle Paulina Araujo y María Clara Castellanos.

Editor: Sandra P. Galeano

**Resumen.** Determinamos la influencia del tamaño promedio de los frutos por árbol y su variación sobre los niveles de depredación de semillas en *Guazuma ulmifolia* por el escarabajo especialista *Amblycerus cystelinus*. No encontramos relación entre el nivel de depredación por árbol con el tamaño promedio de los frutos ni su variación. Sin embargo, los frutos más grandes presentaron mayor depredación que los más pequeños. Por lo tanto, *A. cystelinus* no estaría seleccionando a nivel de árbol, sino frutos de mayor tamaño para depositar su huevo y asegurar su desarrollo y crecimiento en los estadios larvales.

**Palabras clave:** *Amblycerus cystelinus*, depredación, *Guazuma ulmifolia*

### Introducción

La depredación de semillas ejerce una fuerte presión de selección sobre las plantas, ya que tiene consecuencias directas sobre su éxito reproductivo. Por lo tanto, las plantas pueden presentar diversas estrategias para disminuir el impacto de la depredación (Herrera 1989). En este sentido, plantas ante depredadores especialistas serían más capaces de desarrollar estrategias de defensa, debido a la estrecha relación con estos depredadores.

Si los depredadores forrajean óptimamente buscarán frutos más grandes que representen más recursos para su descendencia. Existe entonces un dilema para la planta ya que una producción de frutos con un mayor número de semillas o semillas más grandes aumentará las posibilidades de dispersión y de dejar descendencia de la planta, pero al mismo tiempo serán más atractivos para el depredador especialista. Así mismo árboles con mayor variación en el tamaño de los frutos, pueden disminuir la incidencia de depredación de dos maneras: disminuyendo la predictibilidad del depredador en elegir un árbol con frutos más grandes que representen un mayor número de semillas, y produciendo frutos pequeños que puedan escapar a la depredación asegurando la supervivencia de las semillas.

Un ejemplo de lo anterior es la interacción entre *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae) – *Amblycerus cystelinus* (Bruchidae). *G. ulmifolia* es un árbol caducifolio de bosques de tierras bajas que produce de 5000 a 10000 frutos por cosecha anual (Janzen 1975), los cuales son de tamaño y número de semillas variables. Cuando los frutos han alcanzado su tamaño máximo la hembra del escarabajo especialista *Amblycerus cystelinus* (Bruchidae), deposita un solo huevo sobre la superficie del fruto. Otras hembras pueden depositar otros huevos, sin embargo se tiene evidencia que únicamente una larva se desarrolla por fruto (Janzen 1975). Esta larva se alimenta de las semillas de los frutos mientras madura, hasta alcanzar el estado de pupa. El adulto puede emerger antes de la caída del fruto, pero la mayoría lo hacen de 1 a 3 semanas y su tamaño está determinado por el tamaño del fruto (Herrera com, pers.). Finalmente, los frutos caen una vez maduros y listos para ser dispersados (Herrera 1989, Janzen 1982). La interacción entre *G. ulmifolia* y su depredador especialista es un sistema adecuado para estudiar posibles presiones de selección sobre las características de los frutos del árbol para escapar a la depredación. Asumiendo que una hembra escarabajo selecciona óptimamente frutos a nivel de árbol para ovipositar, consideramos que las características de los frutos (tamaños) del árbol pueden determinar la incidencia de

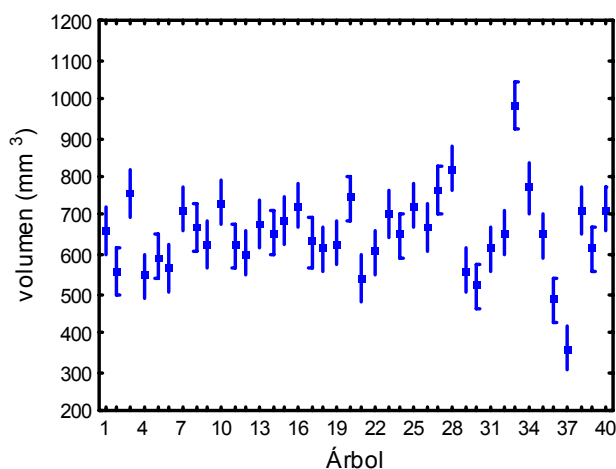
depredación. En consecuencia, esperamos un aumento en la incidencia de depredación conforme aumente el tamaño de los frutos por árbol. Además, suponemos que un aumento en la variación del tamaño de los frutos por árbol disminuya la depredación.

## Métodos

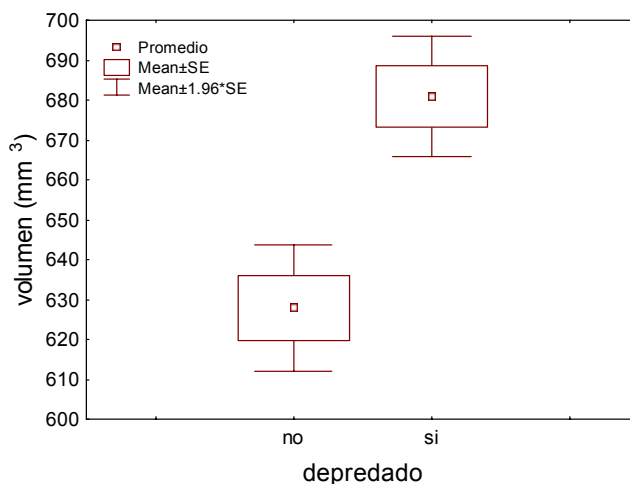
Seleccionamos 40 árboles de *G. ulmifolia* y en cada uno de ellos colectamos 25 frutos. Elegimos los frutos al azar en el suelo debajo de las copas de los árboles, y procuramos que no existiera solapamiento con las copas de otros árboles con frutos. En el laboratorio medimos el largo y ancho de los frutos colectados con un calibrador digital (0.1 mm) y con base en estas medidas calculamos el volumen de los frutos. Asumimos como evidencia del daño por depredador de *A. cystelinus*, la presencia de larva y/o de semillas depredadas, la presencia del agujero de salida del adulto y los residuos de las semillas depredadas, característicos para este depredador. Caracterizamos cada árbol con el promedio y la varianza del volumen de frutos. Realizamos análisis de regresión lineal para evaluar la relación entre el volumen del fruto y la incidencia de frutos depredados (número de frutos depredados/total), así como entre la varianza de los tamaños de los frutos y la incidencia de frutos depredados. Además, realizamos una prueba de t-student para variables independientes para evaluar diferencias en la depredación de frutos por sus volúmenes, independientemente del árbol de origen. De igual manera realizamos otro análisis de t-student para variables dependientes para evaluar diferencias en la depredación de los diferentes tamaños de frutos por árbol. Consideramos como frutos pequeños a los menores de 650 mm<sup>3</sup>, y como grandes a los mayores de 650 mm<sup>3</sup>.

## Resultados

El volumen promedio de los frutos de los 40 árboles muestreados fue muy variable, incluso entre árboles muy cercanos (Fig. 1). No encontramos relación entre el volumen promedio de los frutos por árbol con su incidencia de depredación ( $F = 0,08$ ;  $n = 40$ ;  $R^2 = 0,002$ ;  $p = 0,77$ ). Asimismo, la incidencia de depredación de los frutos de *G. ulmifolia* fue independiente de la varianza en el volumen de los frutos ( $F = 0,004$ ;  $n = 40$ ;  $R^2 = 0,01$ ;  $p = 0,95$ ). Sin embargo, los frutos depredados presentaron un volumen mayor que los no depredados ( $t = 1,47$ ;  $n = 985$ ;  $p = 0,0001$ ) (Fig. 2), siendo los frutos depredados en promedio 50 mm<sup>3</sup> más grandes. De igual forma, encontramos que la depredación fue mayor en frutos grandes que en pequeños dentro de cada árbol ( $t = 2,32$ ;  $p = 0,02$ ;  $n = 40$ ).



**Fig. 1.** Promedio de volúmenes de 25 frutos de cada uno de los 40 árboles muestreados (medias y errores estándar).



**Fig. 2.** Volumen promedio de los frutos depredados y no depredados (n = 985).

## Discusión

El nivel de depredación de frutos de *G. ulmifolia* fue independiente de su tamaño promedio y su variación por árbol. Esto sugiere que el depredador no está seleccionando el árbol como una unidad para depositar sus huevos, sino más bien eligiendo a nivel de frutos, independiente del árbol al cual pertenece. Por otro lado, según nuestros resultados, la variación en los tamaños de los frutos por árbol no parece ser una estrategia de la planta para escapar de la depredación. Pero sí sugieren que parece existir una presión para producir frutos pequeños en todos los árboles estudiados.

Los frutos más grandes fueron los más depredados. Esta selección de frutos grandes por parte de la hembra del escarabajo depredador, posiblemente está relacionada con una mayor disponibilidad de recursos para la larva, lo que se reflejará en adultos de mayor tamaño. Una medida del grosor o la rugosidad de cada fruto, podrían ser variables importantes para entender mejor el comportamiento de selección del depredador. El número de muestras obtenidas logró detectar diferencias tan sutiles como 50 mm<sup>3</sup>, lo que al parecer es un tamaño determinante en la depredación de estas semillas para una hembra de 5 mm de longitud. En conclusión, consideramos que *A. cistelinus* está seleccionado características de los frutos independiente del árbol al cual pertenece y la variación del tamaño de los frutos no es una estrategia de la planta para disminuir la incidencia de depredación.

## Referencias

- Herrera, C.M. 1989. Vertebrate frugivores and their interaction with invertebrate fruits predators: supporting evidence from a Costa Rican dry forest. *OIKOS* 54: 185-188
- Janzen, D. H. 1975. Intra and inter habitat variation in *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae) seed predation by *Amblycerus cistelinus* (Bruchidae) in Costa Rica. *Ecology* 56: 1009-1013
- Janzen, D.H. 1982. Natural history of guacimo fruits (Sterculiaceae: *Guazuma ulimifolia*) with respect to consume by large mammals. *American Journal of Botany* 69 (8): 1240-1250

## NOTA CORTA

### IMPORTANCIA DEL COLOR Y LA UBICACIÓN ESPACIAL EN LA DETECCIÓN DEL ALIMENTO POR *Ctenosaura similis* (IGUANIDAE)

Ruth Salas, Víctor Arroyo, Alejandro Muñoz, Romina Príncipe, Mariana Pueta y Vivian Páez

**Editora:** Susana Chamorro

**Palabras clave:** *Ctenosaura similis*, detección de alimento, ubicación espacial.

Para muchos organismos, la ubicación y selección de los recursos alimentarios depende de numerosas señales visuales presentes en el ambiente. Los saurios poseen visión en color, y aunque dependen en gran medida del sentido del olfato para la detección de su alimento, varios estudios muestran la importancia del uso de la vista en la localización del mismo (Cooper y Greenberg 1992; Janzen y Brodie III 1995).

*Ctenosaura similis* es una especie semiarbóricola que prefiere las zonas secas abiertas y bajas. Es uno de los pocos saurios cuyos adultos son principalmente herbívoros. Durante la estación seca, cuando los recursos son escasos, los individuos se desplazan distancias de hasta 100 m para consumir las flores de varias especies de *Tabebuia* y *Jacquina* (Fitch y Hackforth-Jones 1983, Savage 2002). Estas flores son de color rojo y amarillo, y puesto que pocos árboles tienen hojas en esta época, el sentido de la visión durante esta estación podría jugar un papel clave en la detección de su recurso alimentario (Fitch y Hackforth-Jones 1983, Janzen y Brodie III 1995).

Janzen y Brodie III (1995) registraron que *C. similis* prefiere comer de las secciones de color amarillo y rojo que presentaban una combinación de estos colores con negro. Si bien, estos resultados demuestran que esta especie podría estar utilizando señales visuales durante su comportamiento de forrajeo, el diseño del experimento no permitió discernir si esta preferencia se debió a la selección del color *per se*, o a un efecto de la combinación de dichos colores con el negro.

Nuestra hipótesis es que es que el color y la ubicación espacial facilitan la detección del alimento por *C. similis*. Por lo tanto, esperamos que detecten con mayor frecuencia los moldes florales rojo y amarillo, en comparación con los moldes combinados (lila+negro), y dado que los adultos de esta especie son principalmente arbóricolas, esperamos que esta frecuencia sea mayor en aquellos moldes florales colocados sobre los árboles.

Realizamos este estudio en febrero del 2005, durante la estación seca, en el Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. Construimos moldes de plasticina de color rojo y amarillo representando flores locales que están disponibles en esta época y que se supone son consumidas por *C. similis* (*Cochlospermum vitifolium* y *Malvaviscus* sp., respectivamente). Para determinar si el efecto de la combinación de colores influía en la detección del alimento, hicimos un tercer molde floral bicolor (lila y negro). Escogimos el color lila porque algunas especies de plantas presentes en el área de estudio tenían flores de ese color.

Los moldes fueron ubicados entre las 20:00 a las 22:00 horas, en el suelo y sobre ramas de árboles (aprox. 1.3 m), considerando 6 tratamientos: A = rojo-suelo, B = rojo-árbol, C = amarillo-suelo, D = amarillo-árbol, E = contraste-suelo y F = contraste-árbol. Aplicamos los tratamientos en 10 bloques, colocando los moldes florales al azar. Cada bloque consistió de un transecto de 25 m de largo y separados 30 m entre sí. Sobre el transecto colocamos un molde floral cada 5 m. En total se colocaron 60 moldes. Pasadas 17 h revisamos los moldes y anotamos aquellos que fueron mordidos por *C. similis*. La detección de los moldes se determinó como registro de carácter

nominal (no mordido = 0, mordido = 1). Realizamos un experimento adicional para evaluar si *C. similis* mostraba preferencia por alguno de los moldes florales. Colocamos los tres tipos de moldes florales juntos, 2 grupos en el suelo y 2 en los árboles. Dado el reducido número de mordidas, no fue necesario realizar pruebas estadísticas.

De los 60 moldes florales colocados, solamente 6 fueron mordidos por *C. similis*. Los moldes florales bicolores (combinados) y los ubicados en el suelo fueron mordidos con mayor frecuencia que los de un solo color y los arbóreos (Tabla 1). Además, cuando los moldes estuvieron juntos, *C. similis* mordió solamente dos de los moldes bicolores que estaban en el suelo.

**Tabla 1.** Color y ubicación de los moldes florales detectados y mordidos por *C. similis*.

Color	Árbol	Suelo	Total
Lila+Negro	2	2	4
Rojo	0	1	1
Amarillo	0	1	1
Total	2	4	6

*Ctenosaura similis* detectó y mordió mayormente aquellos moldes florales que presentaban combinación de colores. Este resultado sugiere que esta especie detecta más fácilmente el alimento que está expuesto en combinación de colores. Sin embargo, esta selección podría estar sucediendo sólo por la presencia del color negro, ya que en un estudio reciente se reportó que esta especie detectó el color lila menos de lo esperado (Pueta, en este volumen). Es probable que *C. similis* esté detectando o reconociendo el color negro del alimento que están utilizando en este momento, ya que en el bosque donde hicimos el experimento observamos frutos carnosos disponibles de ese color. Así la familiaridad o la experiencia previa de *C. similis* con el alimento y un recurso expuesto en combinación de colores podría explicar nuestros resultados.

Por otro lado esta especie detectó y mordió con mayor frecuencia los moldes ubicados en el suelo que los ubicados en los árboles. Este resultado pudo deberse a que durante la estación seca esta especie se ve obligada a desplazarse más por el suelo para buscar su alimento (Fitch y Hackforth-Jones 1983), aumentando la probabilidad de encontrar recursos alimentarios ubicados en el suelo.

Concluimos que la familiaridad con el color y la combinación de colores, y la ubicación espacial del alimento podrían estar influyendo la detección del alimento por *C. similis*. Para evaluar si *C. similis* detecta el alimento reconociendo un color específico o una combinación de colores, sería necesario realizar experiencias con varios tipos de combinación, durante la estación seca y lluviosa.

## Referencias

- Cooper, W.E., Jr. & N. Greenberg. 1992. Reptilian coloration and behavior. En C. Ganns y D. Crews (eds.). *Biology of the Reptilia*. Vol. 18. Pp. 298-422. The University of Chicago Press. Chicago, EUA.
- Fitch, H.S. & J. Hackforth-Jones. 1983. *Ctenosaura similis* (garrobo, iguana negra, ctenosaur). Pp 394-396. En D.H. Janzen (Ed.). *Costa Rica Natural History*. Univ. Chicago Press, Chicago,
- Janzen, J.F. & E.D. Brodie III. 1995. Visually-oriented foraging in a natural population of herbivorous lizards (*Ctenosaura similis*). *Journal of Herpetology*, 29:132-136.
- Savage, J.M. 2002. *The amphibians and reptiles of Costa Rica*. Chicago Press.

## SESGO EN EL MÉTODO DE CAPTURA POR REDES DE NIEBLA PARA INVENTARIAR QUIRÓPTEROS

Mariana Munguía, Karla Barquero, Emiliana Isasi, Sebastián Tello y Federico Chinchilla.

**Editor:** Alejandro Muñoz

**Resumen.** Evaluamos si la capacidad de ecolocalización que poseen diferentes especies de murciélagos se relaciona con la probabilidad de captura de éstas en redes de niebla. Colocamos redes en un parche de bosque e identificamos las especies capturadas en estas. De manera paralela, utilizamos un detector de ultrasonidos para obtener registros de la ecolocalización de las especies que se encontraban en el parche. Los métodos no detectaron ninguna especie en común. Detectamos 14 especies de dos familias en redes de niebla y 10 especies de cuatro familias con el detector de ultrasonidos. Las especies con ciclos de ecolocalización más activos fueron registradas únicamente con el detector. Las redes de niebla son menos eficaces para capturar especies que ecolocalizan de manera muy activa, siendo la combinación de ambos métodos recomendable para la realización de inventarios de quirópteros.

**Palabras clave:** Detector de ultrasonido, inventarios de especies, murciélagos, red de niebla

### Introducción

Los inventarios biológicos se realizan con el objetivo de conocer las especies que se encuentran en un determinado sitio. Sin embargo, los métodos para generarlos presentan limitaciones en cuanto a la capacidad de detectar especies raras, considerar los cambios temporales y espaciales de las especies del lugar, y detectar con igual eficiencia todos los grupos de especies presentes en el sitio. En el caso de los inventarios de quirópteros, uno de los principales métodos utilizados para registrar especies es las redes de niebla. Sin embargo, estas presentan un sesgo al excluir a ciertos grupos de especies. En el presente estudio, evaluamos la relación entre las especies que no pueden ser registradas por este método y el grado de sensibilidad del tipo de ecolocalización que utilizan. Esperamos que especies con sistemas de ecolocalización más sensibles no puedan ser capturadas por redes de niebla, ya que las evitan, pero sí por otro método basado en el registro y grabación de los llamados de ecolocalización.

### Método

El área de estudio fue un parche de bosque perennifolio cerca de un ojo de agua, en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica. Detectamos los quirópteros presentes en este sitio mediante dos métodos: redes de niebla (90 metros de red-hora) y monitoreo acústico de ultrasonidos (15 min cada media hora), durante 6 horas distribuidas en dos periodos: de 3:00 a 6:00 y de 18:00 a 21:00 hrs. Los individuos capturados en las redes de niebla fueron identificados hasta nivel de especie utilizando las claves y características descritas por Timm *et al.* (1999). Los individuos registrados con el detector de ultrasonido fueron diferenciados en especies aunque en la mayoría de los casos no se les pudo asignar un nombre particular; sin embargo, todas pudieron ser asignadas al género o familia a la que pertenecen.

Con base en esta información, cada especie pudo ser asignada a una categoría de alimentación que a su vez está relacionada con el tipo de ecolocalización que

utilizan: los insectívoros aéreos presentan preferentemente sistemas de ecolocalización con ciclos más activos (mayor número de llamados por unidad de tiempo), mientras que los frugívoros, nectarívoros, insectívoros de follaje, carnívoros y hematófagos presentan ciclos menos activos. Un mayor número de llamados por unidad de tiempo incrementa la posibilidad de detección de objetos.

## Resultados

En redes de niebla, detectamos 14 especies de dos familias (Phyllostomidae y Natalidae). Estas pertenecen a seis diferentes grupos tróficos en los cuales encontramos dos especies carnívoras, siete especies frugívoras, una hematófaga, una nectarívora, una insectívora recolectora y una insectívora aérea (Fig. 1; Cuadro 1). Con el detector de ultrasonido, registramos 10 especies de cuatro familias distintas (Emballonuridae, Vespertilionidae, Molossidae, Mormoopidae). Todas estas corresponden a insectívoras aéreas (Fig. 1; Cuadro 1). Los métodos no detectaron ninguna especie en común (Cuadro 1).

## Discusión

Las redes de niebla son un método de captura basada en el supuesto de que los organismos no detectan los finos hilos que la forman. Es decir, el método permite atrapar con mayor probabilidad a aquellos organismos que sean menos sensibles a la percepción de la red. Los insectívoros aéreos presentan ciclos de ecolocalización muy activos, característica que les permite cazar mientras vuelan, por lo que son más sensibles y precisos al detectar objetos (Schnitzler y Kalko 2001). Otros grupos de murciélagos, en cambio, buscan la fuente de alimento basados principalmente en su memoria espacial y otros sentidos como la vista o el olfato, ecolocalizando poco durante el vuelo. Solamente cuando han encontrado el recurso, aumentan la intensidad de la ecolocalización para mejorar la cantidad y calidad de información que perciben con respecto a la ubicación de este en el espacio (Schnitzler y Kalko 1998).

Es probable que estas diferentes estrategias de ecolocalización estén también asociadas a la capacidad de detectar las redes de neblina, y que por ello, nosotros lográramos capturar en las redes de neblina especies de murciélagos que no son tan precisos o activos durante su ecolocalización. Especies que tienen ecolocalización más sensible no fueron registradas por este método a pesar de que pudimos confirmar que estaban en el lugar y momento del muestreo utilizando el detector de ultrasonidos.

Sin embargo, es importante mencionar que las redes de niebla presentan otra limitante relacionada con la altura máxima en la que pueden ser colocadas. Especies que forrajean principalmente en estratos altos del bosque o sobre el dosel (e.g. Molossidae) tienen una probabilidad muy baja de ser capturadas por las redes simplemente porque no vuelan a baja altura. En cambio, especies que sí suelen volar en los estratos bajos del bosque y que presentan ciclos activos de ecolocalización, no fueron capturados con las redes pero sí registrados con el detector. Entre estas están *Saccopteryx bilineata*, *S. leptura*, y algunos vespertiliónidos.

Por otro lado, el detector ultrasónico también tiene un sesgo importante, pues es incapaz de registrar especies con ecolocalización de baja intensidad, como las especies de la familia Phyllostomidae, uno de los componentes más importantes de las comunidades de murciélagos en el Nuevo Mundo. Por esto, debido a que ambos métodos registran especies distintas, están aportando información complementaria muy importante con respecto a la composición de quirópteros de un lugar y en combinación podrían ser muy útiles maximizando el número de especies registradas y reduciendo el esfuerzo de muestreo.

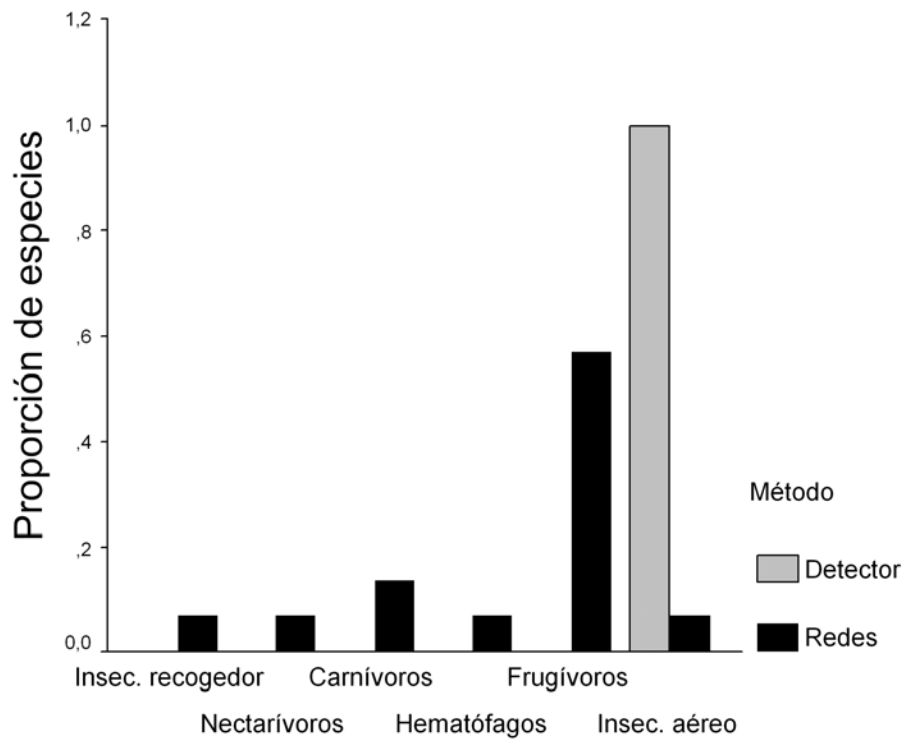


**Cuadro 1.** Especies de quirópteros registradas por ambos métodos

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Alimentación</b>	<b>Redes de niebla</b>	<b>Detector</b>
<i>Phyllostomidae</i>	<i>Chrotopterus auritus</i>	Carnívoros	X	
	<i>Trachops cirrhosus</i>		X	
	<i>Carollia perspicillata</i>	Frugívoros	X	
	<i>Carollia sowelli</i>		X	
	<i>Artibeus jamaicensis</i>		X	
	<i>Artibeus lituratus</i>		X	
	<i>Dermanura phaeotis</i>		X	
	<i>Dermanura watsoni</i>		X	
	<i>Sturnira lillium</i>		X	
	<i>Desmodus rotundus</i>	Hematófagos	X	
	<i>Glossophaga soricina</i>	Nectarívoros	X	
	<i>Micronycteris minuta</i>	Insectívoros recogedores	X	
	<i>Natalidae</i>	<i>Natalus stramineus</i>	Insectívoros aéreos	X
<i>Emballonuridae</i>	<i>Saccopteryx bilineata</i>	Insectívoros aéreos		X
	<i>Saccopteryx leptura</i>			X
<i>Mormoopidae</i>	<i>Pteronotus</i> sp1			X
	<i>Pteronotus</i> sp2			X
<i>Vespertilionidae</i>	<i>Lasiurus</i> sp.			X
	sp 1			X
	sp 2			X
	sp 3			X
<i>Molossidae</i>	sp 1			X
	sp 2			X

## Referencias

- LaVal, R.K. y B. Rodríguez-H. 2002. Murciélagos de Costa Rica. Editorial INBio, Heredia, Costa Rica. 320 p.
- Schnitzler, H-U. y E.K.V. Kalko. 1998. Part Three: Echolocation. *En* Kunz, T.H. y P.A. Racey (eds.) *Bat Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington. Pp. 183-204.
- Schnitzler, H-U. y E.K.V. Kalko. 2001. Echolocation by insect-eating bats. *BioScience* 51(7): 557-569.
- Timm, R.M, R.K. LaVal y H.B. Rodríguez-H. 1999. Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica. *Brenesia* 52: 1-32.



**Fig. 1.** Proporción de especies de murciélagos pertenecientes a diferentes grupos tróficos registrados por ambos métodos.

## Nota corta

### SEÑALES DE ORIENTACIÓN EN *ECTATOMMA RUIDUM*

Karolina Fierro Calderón

**Palabras clave:** *Ectatomma ruidum*, orientación, señales visuales, señales químicas

Los himenópteros sociales como abejas y hormigas forrajean desde un lugar central el cual tiene una posición fija en su ambiente. El regreso al nido desde sus sitios de forrajeo o desde cualquier otro punto, depende fundamentalmente de dos formas diferentes de navegación. En el primer caso, usan sistemas de referencia egocéntricos, es decir que dependen de información continuamente colectada en el camino recorrido. En el segundo caso usan sistemas de referencia geocéntricos, es decir sistemas de navegación con base en mapas internos (Wehner et al. 1996).

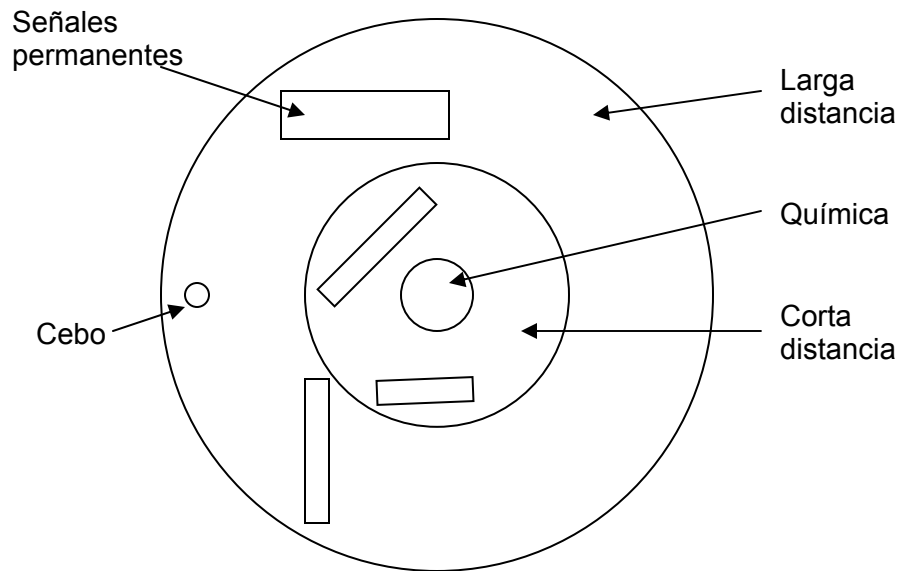
Las hormigas del género *Ectatomma* forrajean desde un lugar central. Cuando una de ellas encuentra un recurso alimentario abundante, regresa a su nido para reclutar a otras compañeras. En consecuencia, su sistema de orientación debe ser efectivo y rápido, con el fin de regresar al nido, reclutar nuevas compañeras y volver al recurso. La mayoría de las hormigas usan señales químicas como sistema de reclutamiento y en consecuencia de orientación, pero en el grupo de las ponerinas, del cual forma parte *Ectatomma*, las señales visuales son más importantes para la orientación y el reclutamiento no es muy común (Holldober & Wilson 1990).

*Ectatomma ruidum* es una especie abundante en el Neotrópico y posee colonias monogínicas de 50 a 150 individuos. Tiene nidos en el suelo con una sola entrada y en algunos lugares presenta densidades de 1 nido cada 0.5 m<sup>2</sup>. Son omnívoras, forrajeras individuales y principalmente diurnas (Franz & Wcislo 2003). Como consecuencia de sus hábitos alimentarios y de forrajeo, es un buen modelo para estudiar la importancia de las diferentes señales visuales en la orientación de los organismos.

Con base en esto, quise saber que tipo de señales usa *E. ruidum* para orientarse hacia el recurso alimentario que está explotando. Si el regreso de *E. ruidum* hacia el recurso está determinado por señales visuales, esperaba que al cambiar la orientación de las señales visuales de corta o larga distancia, la hormiga siguiera esas señales sin importar la ubicación del alimento. Por otro lado, si el regreso de *E. ruidum* hacia un recurso está determinado por señales químicas, esperaba que al cambiar la orientación de la señal química, la hormiga siguiera esa señal sin importar la ubicación del alimento.

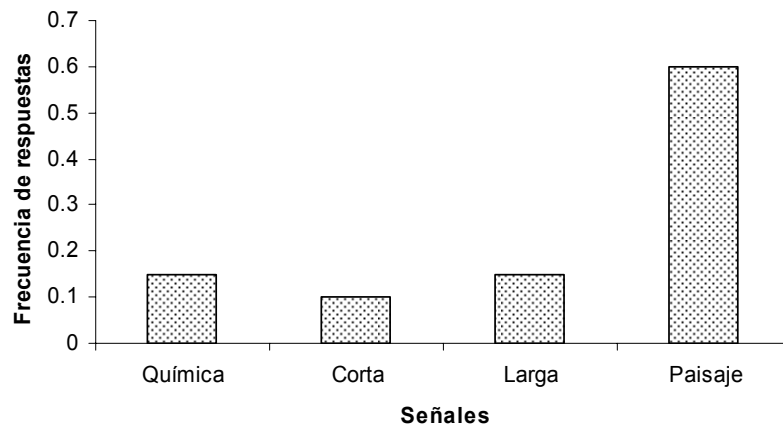
Trabaje en la Parque Nacional Palo Verde, con 6 nidos de *E. ruidum* y 20 hormigas marcadas. Después de ubicar los nidos, coloqué encima de su entrada tres discos de cartón de diferentes tamaños (68, 33 y 14 cm de diámetro, Fig 1). El disco más grande representaba señales de larga distancia, el disco mediano representaba señales de corta distancia y en el más pequeño estarían las señales químicas dejadas por las hormigas. En cada disco coloqué señales permanentes como palitos o piedras que tal vez podían estar usando las hormigas como claves visuales.

En el disco más grande ubiqué una caja petri con agua azucarada y esperé a que las hormigas comenzaran a forrajear hacia el alimento. Identifiqué entre 2 y 4 hormigas y las marqué con pintura de colores en su abdomen o tórax. Esperé a que las hormigas marcadas entraran en el nido, retiré el cebo y giré los discos. El disco de señales a larga distancia cambiaba de orientación 90°, el de señales a corta distancia 180° y el de señales químicas 270°. Otra opción posible fue que las hormigas respondieran al paisaje más allá de los discos. Registré la respuesta de las hormigas y usé un análisis de Chi-cuadrado para determinar si la orientación de las hormigas era independiente de las diferentes señales.



**Fig 1.** Esquema del diseño usado para poner a prueba la orientación de las hormigas hacia el recurso alimentario explotado.

Marque 40 hormigas y entre 2 y 6 individuos en cada uno de los nidos, pero muchas de ellas sólo forrajeaban hacia el recurso una vez y no volvían a salir, otras iban hacia el recurso y se alimentaban sin volver al nido, y otras se quitaban la marca de tempera que les ponía. Estos factores dificultaron la ejecución del experimento. Los picos de mayor actividad de *E. ruidum* (aproximadamente 09:00 - 10:00 y 16:00 - 17:00) coincidían con sus picos de forrajeo, pero también se dedicaban a defender el recurso alimentario de hormigas de otras colonias y a buscar recursos alimentarios diferentes al agua azucarada. Encontré que *E. ruidum* usan las señales visuales del paisaje mucho más de lo esperado por azar ( $X^2 = 13.2$ , gL = 3,  $p < 0.004$ ). De las 20 respuestas obtenidas, 11 hormigas siguieron las señales del paisaje externo a los discos, 3 hormigas siguieron señales químicas, 3 hormigas señales de larga distancia y 2 hormigas siguieron señales a corta distancia (Fig 2).



**Fig 2.** Frecuencia de respuesta de 20 hormigas *E. ruidum* a diferentes señales, una química y tres visuales.

Mis resultados muestran que las señales visuales en el paisaje son las más usadas como sistema de orientación, y por lo tanto las más importantes para las hormigas *E. ruidum*. Esto es predecible ya que la hormiga necesita señales permanentes para orientarse, tanto de regreso al nido como de regreso al recurso alimentario que esta explotando. Al confiar en señales efímeras en el tiempo, corre el riesgo de perder su orientación espacial y por lo tanto la ubicación del nido o el recurso. Hojas secas que pueda llevarse el viento o ramas que pueda remover o desplazar la lluvia son señales poco confiables para la hormiga. Esto también es importante cuando pensamos en hormigas forrajeras individuales que deambulan por la hojarasca y posiblemente no volverán a ver algunas de las señales visuales temporales.

La elección por parte de *E. ruidum* hacia la orientación por el paisaje, también puede ser interpretada como una respuesta condicionada hacia el lugar en el cual estaba la comida. Sin embargo, esta respuesta también incluye el uso de otras señales visuales diferentes al cebo en sí. Sería interesante conocer que componentes dentro del paisaje están usando las hormigas, por fuera de los 30 cm de radio evaluados. Marcas permanentes como árboles grandes, arbustos cercanos, sombras de la vegetación, la imagen del cielo sobre ellas, pueden ser algunas de las respuestas. Puede que también usen cierto tipo de orientación geocéntrica, es decir, que tengan un mapa de información geográfica que les permita ubicarse en el espacio (Wehner et al 1996).

En otro estudio realizado simultáneamente con *E. ruidum*, las señales visuales son fundamentales para el regreso de las hormigas al nido, especialmente cuando ciertas señales del paisaje son controladas (Laverde 2005). Mis observaciones y las del autor anteriormente mencionado, sugieren que *E. ruidum* puede estar usando una combinación de señales visuales de diferente tipo, donde existe una jerarquía de importancia hacia señales permanentes.

## Referencias

- Franz, N. M. & W. T. Wcislo. 2003. Foraging behavior in two species of *Ectatomma* (Formicidae: Ponerinae): individual learning of orientation and timing. *Journal of insect behavior* 16: 381 – 409.
- Holldober, B. & E. O. Wilson. 1990. *The ants*. The Belknap Press. Estados Unidos.
- Wehner, R., B. Michel & P. Antonsen. 1996. Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. *Journal of Experimental Biology* 199: 129-140.

## IMPACTO DEL AUTOMOVILISMO EN LA ORIENTACIÓN DE HORMIGAS (*ECTATOMMA RUIDUM*): INTEGRACIÓN DE VÍAS Y DEMENCIA CRÓNICA.

Oscar Laverde

**Resumen.** Estudié una colonia de *Ectatomma ruidum* con el objetivo de evaluar los mecanismos que afectan la ubicación y el desplazamiento de las hormigas de regreso al nido. Construí un paisaje artificial donde podía controlar señales visuales y determinar la dirección del desplazamiento. En este paisaje dispuse un carro para mover las hormigas de sitio una vez estas subieran al carro. Realicé experimentos en la noche y el día para evaluar el efecto de la visibilidad en la ubicación. En esta especie la visión es el sentido clave en la orientación y desplazamiento. Sin embargo, falta esclarecer las razones para tener actividad nocturna. Encontré que estas hormigas combinan el aprendizaje con las marcas visuales presentes en el paisaje para decidir la ruta de regreso al nido. Cumpliendo con dos de los supuestos mas importantes para la integración de vías.

**Palabras clave:** Cadillac modelo 57 morado, camisa de fuerza, *Ectatomma*, Frank Joyce, integración de vías, litio, LOCO-moción, ubicación.

### Introducción

La integración de vías es un proceso de navegación en donde la información obtenida al desplazarse por el ambiente permite a un individuo actualizar su posición con respecto al punto de partida (Etienne et. al. 1996). Este individuo, durante un recorrido alejándose de su origen, integra los ángulos girados y las distancias de los trayectos para construir un vector final (atajo) para su regreso (Wehner et. al. 1996). Para organismos que utilizan su visión durante los desplazamientos, el reconocimiento de señales visuales es importante para afinar su localización, mecanismo llamado geocéntrico (Wehner et. al. 1996, Etienne et. al. 1996). Este mecanismo ha sido propuesto para organismos que tienen un nido central al que siempre tienen que regresar (Etienne et. al. 1996).

*Ectatomma ruidum* es una hormiga que forma pequeñas colonias (ca. 100 a 200 individuos) cuyo nido posee una sola entrada. Estas hormigas se desplazan solitarias y erráticamente mientras forrajea y su ubicación es principalmente visual (Franz & Wcislo 2003). Por lo que esta especie permite evaluar los mecanismos de orientación utilizados en la ruta de regreso al nido.

Los resultados de un experimento reciente donde usaron un paisaje artificial y controlaron parcialmente señales visuales y químicas, sugieren que *Ectatomma ruidum* no estaba integrando vías para su regreso al nido (Wcislo y sus secuaces 2005). Sin embargo, en este ensayo no pudieron controlar efectivamente algunas señales visuales, las cuales podrían influir en la ruta de regreso a casa. Adicionalmente, el tamaño reducido del paisaje artificial posiblemente afectó la respuesta de las hormigas. Por esta razón, decidí mejorar la técnica aumentando el tamaño del paisaje artificial y eliminando marcas visuales, para evaluar de nuevo esta hipótesis de integración de vías.

Seleccioné una colonia de *Ectatomma ruidum* para evaluar el regreso al nido y construí un paisaje artificial donde podía controlar las señales visuales, observar y manipular desplazamientos con la ayuda de un medio de transporte artificial. Mi objetivo fue evaluar si estas hormigas integran vías y señales visuales para construir una trayectoria o vector final de regreso al nido. También evaluar el tiempo de regreso al nido como un reflejo de la orientación durante el regreso al nido. En el primer caso, si las hormigas utilizan la integración de vías y perciben el movimiento cuando están en el medio de transporte artificial, espero encontrar trayectorias de regreso al nido que integren los desplazamientos realizados por las hormigas con los desplazamientos realizados sobre medio de transporte artificial. Espero tener *desplazamientos verticales* si no reconocen las señales visuales o no perciben el movimiento en el medio de transporte artificial,

asumiendo esta respuesta como un aprendizaje obtenido durante el desplazamiento al auto. *Desplazamientos diagonales* si reconocen las señales o perciben el movimiento en el medio de transporte artificial y lo integran para el regreso (ver detalles en Fig. 1). Con respecto al tiempo, espero que un menor tiempo indique una mejor ubicación en el paisaje.

## Métodos

Construí un paisaje artificial con cajas de cartón de 1 m de largo por 67 cm de ancho y 25 cm de alto. Las paredes no tuvieron ningún tipo de marcas visuales y la superficie fue cubierta con papel blanco para tener un paisaje homogéneo (Fig 1). Hice un orificio de 5 cm de diámetro donde ubiqué la entrada de la colonia de *E. ruidum*. Al frente del orificio en el otro extremo de la caja (ca 50 cm), ubiqué un Cadillac 57 color morado fabricado por la Ants Motor Company. Encima del carro coloqué un cebo de agua azucarada para atraer a las hormigas y hacer que se subieran a este. Una vez que las hormigas se subieran al carro realicé mediciones control (sin mover el carro) y algunos experimentos. Las variables respuesta fueron dirección del desplazamiento y tiempo de regreso al nido una vez la hormiga se bajara del carro.

Inicialmente, fueron evaluados los desplazamientos control, es decir, cuando el carro estaba quieto. Esto fue medido en la noche y en el día para evaluar el efecto de la luz sobre la integración de vías. Después, el carro fue movido en línea recta hasta un extremo de la caja (50 cm aproximadamente) para evaluar la capacidad de integrar el movimiento inicial realizado por la hormiga con el segundo movimiento realizado en el carro, este tratamiento lo llamaré movimiento al punto final (Fig. 1, Tabla 1). Adicionalmente, para evaluar la percepción del movimiento de las hormigas, desplazé el carro en la misma dirección del tratamiento anterior hasta unos 25 cm y lo regresé al punto inicial, tratamiento que llamaré movimiento al punto inicial (Tabla 1). Por último, coloqué cinco señales (i.e. piedras de diferentes tamaños, frutos de guásuma y encendedor) en el paisaje y moví el carro hasta el punto final (movimiento hasta el punto final, Tabla 1) para evaluar la respuesta ante la presencia y ausencia de señales visuales.

Los tiempos fueron analizados con pruebas para dos muestras independientes (t student). La dirección tomada por la hormiga en la ruta de regreso al nido fue categorizada en vertical, diagonal y errática cuando no tenía una tendencia clara (Fig. 1). También realicé dibujos de los trayectorias desde el carro hasta el nido para todos los tratamientos y controles, con fin de tener información mas detallada sobre el comportamiento de las hormigas durante el regreso.

## Resultados

El tiempo de regreso al nido fue menor en el día que en la noche (tabla 2), pero similar entre el control y el movimiento al punto inicial ( $t = 1,21$ ;  $p = 0,23$ , Tabla 2); con o sin señales visuales bajo el tratamiento de movimiento al punto final ( $t = 0,71$ ,  $p = 0,48$ , Tabla 2). Finalmente, en la noche no se tuvieron suficientes datos para analizar, pero se observan menores tiempos cuando hay señales (Tabla 2).

Durante el día las trayectorias desde el carro hacia el nido (control), fueron una recta vertical (100 % de las observaciones), en la noche estas trayectorias fueron completamente erráticas, teniendo o no señales visuales (100 % de las observaciones). Las trayectorias realizadas en el control y las trayectorias encontradas en el tratamiento de movimiento al punto inicial fueron todas rectas verticales entre el carro y el nido. Finalmente bajo el tratamiento de movimiento al punto final, la trayectoria varió de una tendencia vertical cuando no habían señales a una tendencia diagonal cuando habían señales, (Fig. 2). Las trayectorias bajo los dos tratamientos de movimiento (al punto final y al punto inicial) fueron similares ( $X^2 = 1,70$ ,  $p = 0,18$ ), pero observé una mayor frecuencia de trayectorias verticales.

Mirando en detalle las trayectorias de regreso al nido bajo todos los tratamientos realizados durante el día ( $n = 72$ ), observé una fuerte tendencia a tomar una dirección

vertical inicial (durante los primeros 10 a 20 cm) una vez la hormiga se bajaba del carro (72 %). Cuando el carro no se movió y bajo el tratamiento movimiento al punto inicial ( $n = 31$ ) esta tendencia vertical se mantuvo hasta llegar al nido. Por otro lado, bajo el tratamiento de movimiento al punto final ( $n = 41$ ) esta tendencia se diluyó después de los 20 cm, donde las hormigas tomaban diferentes direcciones, dependiendo de la presencia o ausencia de señales.

## Discusión

Los resultados de los tiempos de regreso entre el día y la noche, sugieren que en esta especie la visión es determinante para la ubicación en el paisaje. Cuando la luz y por ende la visibilidad disminuye, las hormigas pierden su sentido de orientación. Esto es evidenciado por el comportamiento errático observado durante la noche, sin importar la presencia o ausencia de señales visuales. Sería interesante evaluar a que se debe este comportamiento de forrajeo o patrullaje nocturno, que al parecer es poco favorable en cuanto al tiempo invertido y ubicación en el paisaje. Quizás los costos de desplazamiento sean menores debidos a las temperaturas favorables durante la noche.

Las hormigas al parecer no están detectando el movimiento, pues no encontré diferencias entre los tiempos ni las direcciones de regreso al nido entre el control y el tratamiento de movimiento al punto inicial. Esto indica que si las hormigas están memorizando la trayectoria hacia el carro van a tener una dirección inicial vertical independiente de si hay o no movimiento del carro.

Al parecer las hormigas están regresando al nido combinando una dirección inicial dada por el condicionamiento o aprendizaje (que se da durante el desplazamiento hacia el carro) con una respuesta ante un estímulo o marca visual que asociaban con en el nido. La capacidad de memorizar una trayectoria y sus cambios (durante un desplazamiento) es uno de los supuestos para que se de la integración de vías (Etienne et al. 1996). Independientemente de la ubicación del carro en el paisaje, una vez la hormiga bajaba del carro tomada una dirección inicial vertical, sugiriendo un mecanismo de aprendizaje (memorización) que determinaba esa dirección inicial y que estaba relacionada con la dirección en que llegaba la hormiga al carro. Apoyando un factor requerido (memoria o aprendizaje) para tener un sistema de integración de vías.

Además del aprendizaje dado durante los desplazamientos, algunos Himenópteros complementan y mejoran su ubicación mediante claves o señales visuales que ayudan en el proceso de integración de vías (Franz & Wcislo 2003). La respuesta diferencial observada cuando había señales con respecto a cuando no había señales en el paisaje, indica la importancia de las señales visuales cercanas en el proceso de ubicación de las hormigas en el paisaje artificial (Fig. 2). Cuando no había señales, las hormigas realizaban el primer desplazamiento vertical hasta cerca de los 20 cm; en este punto dudaban sobre la dirección a seguir y realizaban trayectorias erráticas hacia el nido. Diferente a lo ocurrido cuando había señales, donde se daba esta trayectoria inicial vertical hasta el punto donde dudaban, pero las trayectorias después de este punto eran más decididas hacia el nido. Lo anterior nos indica la importancia que adquieren las señales visuales en cierto momento del recorrido, cuando la capacidad de memoria de la hormiga es insuficiente para ubicarse, pues tiene que recurrir a este tipo de señales para afinar su ubicación.

El mecanismo utilizado por *Ectatomma ruidum*, parece ser una combinación de señales visuales con un tipo de aprendizaje o condicionamiento. Estos son dos de los supuestos mas fuertes para que se de la integración de vías en el proceso de ubicación y regreso al nido. Sin embargo, falta entender en detalle la jerarquía que se da entre las señales visuales y la relevancia de procesos de aprendizaje para la ubicación y desplazamiento de las hormigas en un paisaje natural; teniendo en cuenta las implicaciones energéticas de estos mecanismos.

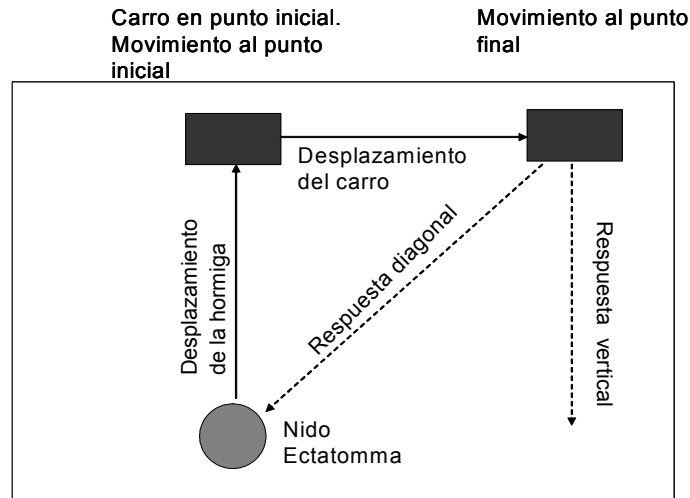
## Referencias



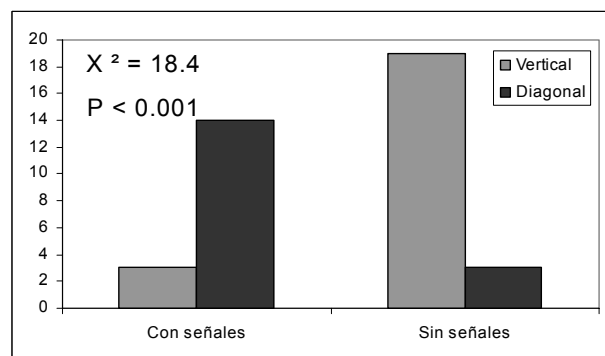
Etienne, A. S., R. Maurer & V. Séguinot. 1996. Path integration in mammals and its interaction with visual landmarks. *Journal of Experimental Biology* 199: 201-209.

Franz, N. M. & W. T. Wcislo. 2003. Foraging behavior in two species of *Ectatomma* (Formicidae: Ponerinae): individual learning of orientation and timing. *Journal of insect behavior* 16: 381 – 409.

Wehner, R., B. Michel & P. Antonsen. 1996. Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. *Journal of Experimental Biology* 199: 129-140.



**Fig. 1.** Esquema del paisaje artificial construido para el experimento. Se muestra la ubicación del carro y el nido. Además, la dirección del desplazamiento sin regreso al punto inicial. Las líneas punteadas indican las dos posibles respuestas. Vertical si no reconocen las señales visuales o el movimiento, apoyando el proceso de aprendizaje necesario para la integración de vías. Diagonal si reconocen las señales visuales o el movimiento, integrando los dos desplazamientos en este vector diagonal de regreso al nido.



**Fig. 2.** Comparación entre las direcciones tomadas por las hormigas durante el desplazamiento del carro hasta el punto final. Con relación a la presencia o no de señales visuales cercanas. La variable respuesta es el número de individuos que tomaron esa dirección.

**Tabla 1.** Tratamientos y controles realizados.

	<b>Sin señales</b>	<b>Con Señales</b>
<b>Dia</b>	Sin movimiento (control)	Movimiento al punto final
	Movimiento al punto final	
	Movimiento al punto inicial	
<b>Noche</b>	Sin movimiento (control)	Sin movimiento (control)

**Tabla 2.** Tiempos utilizados para el regreso al nido en los diferentes ensayos realizados. Se muestran algunos rangos y los promedios con el error estándar.

	<b>Sin señales</b>	<b>Con Señales</b>
<b>Dia</b>	Sin movimiento (control) 11 – 45 seg $17.2 \pm 2.0$	Movimiento al punto final $39.7 \pm 3.7$ seg
	Movimiento al punto final $47.2 \pm 9.1$ seg	
	Movimiento al punto inicial $14.1 \pm 0.89$	
<b>Noche</b>	Sin movimiento (control) 49 - 642	Sin movimiento (control) 195 - 350

## **A DONDE VA ESTA HORMIGA?: UBICACIÓN EN LA PLANTA DE *Pseudomyrmex spinicola***

Jimena Puyana

**Resumen.** Evalué si existe un patrón en la ubicación de las hormigas (*Pseudomyrmex spinicola*) en su planta hospedera (*Acacia collinsii*) bajo el supuesto de que las hormigas obreras que se encargan de defender la planta se ubican preferiblemente en el tallo y que las que se encargan de llevar el alimento para larvas y reinas se ubican principalmente en las hojas. Encontré que las hormigas son fieles a ubicarse en el lugar donde las marqué. Sin embargo, la ubicación de las hormigas marcadas en el tallo varió según la hora del día, no ocurrió lo mismo con las hormigas marcadas en las hojas. La variación de las hormigas marcadas en el tallo podría deberse a que en horas de la mañana se desplazan hacia las hojas para alimentarse de los nectarios extraflorales. Mis resultados sugieren que la fidelidad de las hormigas a ubicarse en determinados sitios de la planta podrían ser la consecuencia de un sistema de organización al interior de la colonia que hace que mas eficiente su funcionamiento pero que este comportamiento tiene cierta plasticidad.

**Palabras clave:** *Pseudomyrmex spinicola*, *Acacia collinsii*, castas, organización de colonia.

### **Introducción.**

Las hormigas obreras se encargan de cumplir múltiples tareas dentro de una colonia (buscar alimento para larvas y reinas, vigilar y defender el nido, y repararlo en caso de daño). Para que la colonia sea exitosa, estos trabajos deben ser llevados a cabo eficientemente. Algunas especies han resuelto este problema por medio de la formación de castas en las cuales los individuos parecen tener una clara división de labores que le permiten a la colonia funcionar en el tiempo. Hay castas de hormigas soldados que defienden la colonia de los intrusos y otras castas que se encargan del cuidado de larvas y huevos. En otros casos como en *Pseudomyrmex spinicola* no existe un sistema de castas tan evidente y al parecer lo que se da es otro nivel de organización al interior de la colonia en el cual los individuos toman decisiones cada momento según los requerimientos de la colonia. Ecológicamente esta especialización de funciones le permite a estos organismos invertir energía en todas las tareas que requiere la colonia sin descuidar ninguna de estas. Este nivel de organización tanto en especies que tienen castas como en las que no, se refleja en el lugar en donde se ubican los individuos según la función que cumplen. De esta forma, las que cuidan larvas y huevos se ubican en el nido, las que se encargan de la vigilancia por fuera del nido, las que se encargan de recolectar el alimento y llevarlo a las larvas y la reina se ubican cerca de la fuente del recurso (Holldobler y Wilson 1990).

Evalué si las hormigas de la especie *Pseudomyrmex spinicola* encontradas en el tallo y en las hojas de la planta hospedera de *Acacia collinsii*, mantienen esa ubicación en el tiempo, bajo el supuesto de que las hormigas que están presentes en el tallo posiblemente se encargan de vigilar la planta y evitar la entrada de depredadores o competidores desde el tallo; mientras que las que se ubican en las hojas podrían ser las encargadas de llevar el alimento a las larvas y de proteger las hojas de la planta. Si existe una separación espacial de estas funciones, espero que la proporción de hormigas marcadas en las hojas y en los tallos se mantenga en el tiempo y que esto sea una medida indirecta de la diferenciación de las funciones de las hormigas.

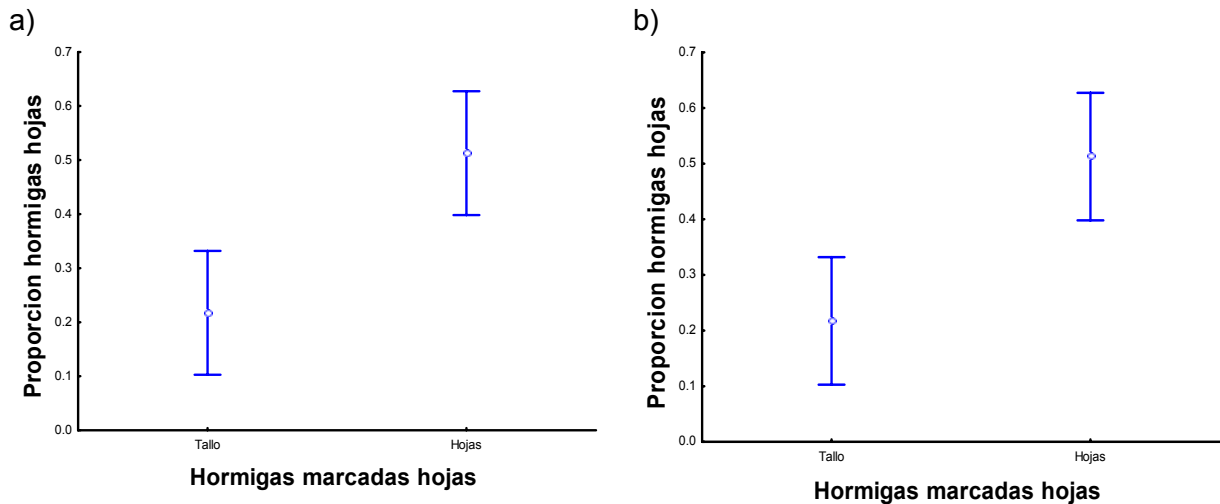
## Métodos

Realicé este trabajo en el Parque Nacional Palo Verde en Costa Rica. Seleccioné 7 plantas de *Acacia collinsii* (< 50 cm) de altura en las cuales marqué con pintura roja una muestra de las hormigas presentes en el tallo y con pintura blanca una muestra de las hormigas presentes en las hojas, para un total de 65 individuos (25 en tallo y 40 en hojas). Durante dos días y medio realicé 7 observaciones en cada planta en las cuales contaba la cantidad de hormigas que encontraba en el tallo y en las hojas y que fueron marcadas en el tallo (hormigas rojas) y en las hojas (hormigas blancas). Transformé los datos (utilizando el arcoseno de la raíz cuadrada de las proporciones) y realicé un ANOVA de medidas repetidas para analizar la variación de la proporción de las hormigas marcadas en el tallo que encontré en el tallo y la proporción de las hormigas marcadas en las hojas que encontré en las hojas.

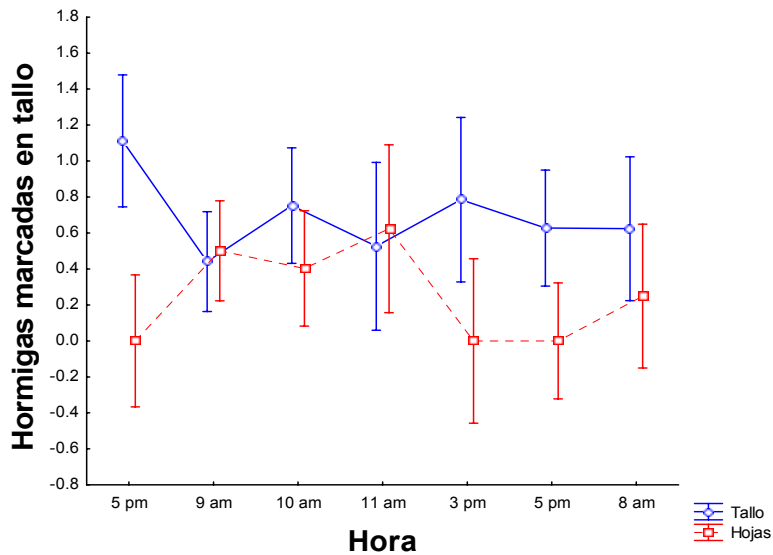
## Resultados

Encontré que en general las hormigas se ubicaron en el lugar donde fueron inicialmente marcadas ( $F_{1,12} = 10.46$ ,  $p = 0,007$ ) tanto para las hormigas marcadas en el tallo y ( $F_{1,12} = 15.79$ ,  $p = 0,001$ ) como para las hormigas marcadas en las hojas (Fig.1).

**Figura 1.** Proporción de hormigas marcadas en el tallo que fueron encontradas en tallo y hojas (a) y proporción de hormigas marcadas en las hojas que fueron encontradas en tallo y hojas (b)

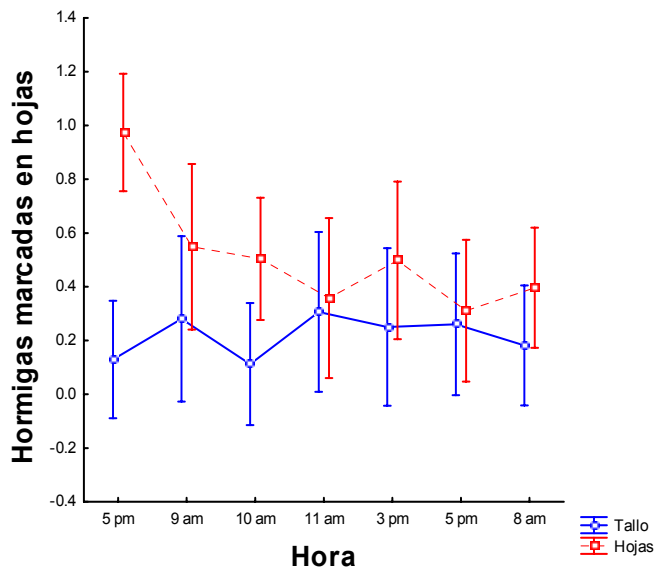


Encontré que la proporción de las hormigas marcadas en el tallo y encontradas allí varió a lo largo del día. En la tarde se encontraron en mayor proporción en el tallo que en las hojas, pero en la mañana hubo un desplazamiento hacia las hojas de casi el 40% de las hormigas marcadas en el tallo ( $F_{6,72} = 3.94$ ,  $p = 0,001$ ) (Fig. 2).



**Figura 2.** Ubicación en el tiempo de las hormigas marcadas en el tallo.

Un 40% de las hormigas las hormigas marcadas en las hojas se registraron en las hojas tanto en la mañana como en la tarde, un 20% se fueron para el tallo y el otro 40% no las localicé otra vez ( $F_{6,72} = 2.63$ ,  $p = 0,022$ ) (Fig. 3).



**Figura 3.** Ubicación en el tiempo de las hormigas marcadas en las hojas

## Discusión.

Encontré en el tallo una mayor proporción de las hormigas marcadas en el tallo; y en las hojas una mayor proporción de hormigas marcadas en las hojas. Este resultado sugiere que la ubicación de las hormigas de *P. spinicola* en la planta es relativamente constante. Sin embargo, encontré que la proporción de hormigas marcadas en el tallo varió según la hora del día. En horas de la mañana un 40% de las hormigas pasaron del tallo a las hojas. Esto se puede explicar porque entre 9 y 11 am los nectarios extraflorales de la acacia están en su pico de producción de néctar y por esta razón hay una gran cantidad de hormigas desplazándose hacia esta zona para alimentarse. En la tarde encontré que la proporción de hormigas marcadas en el tallo volvió a aumentar.

En resumen, la tendencia de las hormigas de *P. spinicola* de ubicarse en el mismo sitio podría estar respondiendo a la necesidad de la colonia de tener siempre un número de individuos encargados de la protección de su hogar, de conseguir el alimento y de proteger la fuente alimenticia. Sin embargo estas hormigas parecen presentar una alta plasticidad en sus comportamientos lo cual les permite reubicarse según las necesidades de la colonia. Esto sugiere que aunque esta especie no presenta un sistema de castas como tal, si tiene una diversidad de comportamientos que le permiten a la colonia satisfacer sus necesidades y con esto lograr el éxito de la colonia.

## Referencias

Fernández F. (ed). 2003. Introducción a las hormigas de la region neotropical. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. XXVI + 398 p.

Holldobler, B. and E. O. Wilson. 1990. The Ants. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 169pp.

## DISTRIBUCIÓN DE RECOMPENSAS Y DEFENSA EN SISTEMAS MUTUALÍSTICOS PLANTA-HORMIGA: *ACACIA COLLINSII* Y *PSEUDOMYRMEX SPINICOLA*

J. Sebastián Tello

**Resumen.** Las relaciones mutualísticas entre plantas y hormigas representan un sistema de delicado balance entre lo que cada interactuante ofrece y recibe. Evalué como, en el sistema *Acacia collinsii*-*Pseudomyrmex spinicola*, la distribución heterogénea de los cuerpos de Belt (presentes solamente en hojas nuevas) puede tener relación con una estrategia adaptativa de la planta de autoprotección. Para esto, comparé la defensa, medida como el tiempo que le tomaba a la primera hormiga en llegar al sitio de agresión, sobre hojas con y sin cuerpos de Belt. Las hojas con cuerpos de Belt resultaron más protegidas que aquellas que no los poseían. Esta protección parece estar correlacionada con una mayor densidad de hormigas en los alrededores de las hojas nuevas, sugiriendo que la mayor defensa de estas hojas se debe a que la colonia asigna más hormigas a las hojas con cuerpos de Belt.

**Palabras clave:** *Acacia collinsii*, defensa de recursos, interacción planta-hormiga, mutualismo, *Pseudomyrmex spinicola*.

### Introducción

Existe una gran variedad enorme de interacciones simbióticas entre plantas e insectos que van, en un continuo, desde el parasitismo hasta el mutualismo. Entre las relaciones mutualísticas, es muy frecuente la relación que muchas especies de angiospermas mantienen con hormigas. Un ejemplo de esto es la asociación de varias especies del género *Acacia* con hormigas de la subfamilia Pseudomyrmecinae.

Algunas especies de *Acacia* han desarrollado una variedad de estructuras que parecen servir exclusivamente para las hormigas que viven en ellas (Hölldober y Wilson, 1990): nectarios extraflorales, domacios y elementos nutritivos (cuerpos de Belt). Por otra parte, las hormigas proveen una protección contra la herbivoría por insectos (y posiblemente por mamíferos) y eliminan otras plantas que son posibles competidoras en los alrededores de la planta hospedera (Hölldober y Wilson, 1990). En este tipo de relaciones, la planta invierte recursos en mantener hormigas que le sirven como defensa; y por el otro lado, las hormigas defienden a la planta para mantener los recursos que necesitan.

Sin embargo, la distribución de estas “recompensas” que la planta ofrece no está distribuidas homogéneamente. En particular, los cuerpos de Belt son producidos exclusivamente en las hojas nuevas y, una vez han sido removidos, no son repuestos por la planta. El presente trabajo pone a prueba la hipótesis de que esta distribución agregada de los cuerpos de Belt sobre las hojas nuevas puede estar promoviendo una mayor protección de estos tejidos por parte de las hormigas. Si esta hipótesis es cierta existirá una mayor demora en la respuesta de defensa en las hojas sin cuerpos de Belt en relación a las que los tienen. Esta protección extra podría estar relacionada con una “estrategia” de la planta para proteger mejor las hojas nuevas, más vulnerables al herbivorismo.

### Métodos

Este estudio lo llevé a cabo en los alrededores de la estación biológica Palo Verde de la Organización para Estudios Tropicales ubicada en el Parque Nacional Palo Verde, provincia de Guanacaste, Costa Rica, durante la segunda semana de febrero de 2005.

Utilizando a *Acacia collinsii* y *Pseudomyrmex spinicola* (la especie de hormiga más comúnmente asociada a ésta en el área de estudio) comparé hojas con cuerpos de Belt (CON CDB) versus hojas sin cuerpos de Belt (SIN CDB), en términos del tiempo que le tomaba a la primera hormiga en llegar en actitud defensiva hasta el lugar donde apliqué un estímulo de agresión hacia la planta. El estímulo de agresión consistió en golpear, mover y arrancar folíolos en la hoja utilizando una pinza de disección; y consideré como actitud agresiva al intento de morder o picar la pinza.

El tiempo fue medido en segundos y esperé hasta tres minutos. Cualquier tiempo mayor a este fue registrado como 181 segundos. Además, registré la actividad y densidad de hormigas cerca de cada hoja antes de la aplicación del estímulo. La zona cercana la definí como la sección de rama que conecta a la hoja evaluada y sus dos vecinas más cercanas. Medí la actividad como el número de hormigas presentes más todas las que entraron a la zona cercana durante 60 segundos; en cambio, la densidad fue medida como la cantidad de hormigas presentes al final del minuto de estimación de la actividad. Utilicé estas dos variables para explicar si la posible protección extra sobre las hojas con cuerpos de Belt se debía a una mayor actividad o agregación de las hormigas cerca de éstas o a un comportamiento más agresivo.

Registré la respuesta de las hormigas en un total de 80 hojas en 40 plantas: una de hoja con cuerpos de Belt y una sin cuerpos de Belt en cada planta.

Para la comparación entre el tipo de hojas para todas las variables medidas utilicé pruebas de comparación de grupos en muestras relacionadas no-paramétricas de Wilcoxon. Además, llevé a cabo un par de análisis de covarianza (ANCOVA) utilizando como covariables a la actividad y la densidad respectivamente. Los análisis no-paramétricos los hice en base a los datos originales; en cambio, para los paramétricos utilicé datos transformados por raíz cuadrada para normalizar su distribución.

## Resultados

El tiempo que tardó la primera hormiga en llegar a defender fue significativamente menor en las hojas con cuerpos de Belt que en aquellas que no los tenían (Tabla 1). También, encontré que las hormigas están más activas y en mayor número sobre las hojas con cuerpos de Belt (Tabla 1).

Aparentemente, este aumento en la protección está relacionado con una mayor densidad de hormigas cerca de las hojas con cuerpos de Belt y no con una mayor actividad, ni con un comportamiento más agresivo. Esto puede deducirse de los factores que resultan significativos y no-significativos en los análisis de covarianza (Ver Tabla 2). Así, el efecto de la actividad como covariable no resulta estadísticamente importante ni modifica la significación del factor tipo de hoja. En cambio, la densidad, al ser utilizada como covariable, resulta significativa y elimina al tipo de hoja como un factor que explique el tiempo de respuesta de la primera hormiga.



**Tabla 1.** Comparación de las hojas con cuerpos de Belt (CON CDB) y sin cuerpos de Belt (SIN CDB) en términos de tiempo de la primera hormiga en llegar a defender, actividad y densidad de hormigas en el sitio antes de aplicar el estímulo y medir la respuesta

	CON CDB	SIN CDB	z	p
<b>Tiempo hasta respuesta</b>	25,07 ±38,9	48,9 ±52,27	-3,43	0,001
<b>Actividad</b>	6,48 ±3	4,74 ±2,6	-3,05	0,002
<b>Densidad</b>	3,9 ±2,07	1,93 ±1,6	-4,04	< 0,001

**Tabla 2.** Resultados de análisis de covariancia para la actividad y la densidad de hormigas antes de provocar el estímulo

Covariable	Factor	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	p
<b>Actividad</b>	<b>Efecto covariable</b>	1	18,707	2,02	0,160
	<b>Tipo de Hoja</b>	1	48,115	5,19	0,030
	<b>Error</b>	76	9,267		
<b>Densidad</b>	<b>Efecto covariable</b>	1	72,719	8,94	<0,001
	<b>Tipo de Hoja</b>	1	2,392	0,29	0,590
	<b>Error</b>	58	8,139		

## Discusión

El hecho de que exista una respuesta más rápida de las hormigas en defensa de las hojas que tienen cuerpos de Belt sugiere que la producción de estos aumenta el nivel de protección de las hojas que los poseen. Dado que la producción de cuerpos de Belt es exclusiva de las hojas nuevas, esta defensa podría ser una estrategia adaptativa de la planta para proteger mejor sus tejidos foliares más jóvenes, posiblemente más palatables para los herbívoros. Aparentemente, la defensa extra de las hojas con cuerpos de Belt se debe a un mayor número de hormigas cerca de la hoja y no a un cambio del comportamiento defensivo. A pesar de que esta ausencia de una mayor agresividad en la defensa de los cuerpos de Belt podría interpretarse como que, para la colonia, estos no son un recurso más importante que los recursos ofrecidos por otras partes de la planta (e.g. nectar), la estrategia de aumento de defensa puede estar relacionado a la asignación activa de un mayor número de hormigas a su cuidado. Esto coincide con los resultados de Baldovino (2002) quien encontró que las hojas con cuerpos de Belt eran defendidas por un mayor número de individuos. El hecho de que la actividad de las hormigas tampoco este relacionada con la defensa sugiere que un mayor nivel de ésta en las hojas con cuerpos de Belt tampoco se debe a una simple agregación de las hormigas durante el proceso de explotación de este recurso. Esta protección activa de las hormigas sobre las hojas con cuerpos de Belt es esperada

tomando en cuenta que éstos son el único alimento de sus larvas y tal vez un recurso limitante del crecimiento de la colonia, especialmente en periodos de baja productividad de la planta como durante la época seca. Así, la defensa de las hojas con cuerpos de Belt representaría, mayormente, un beneficio que la planta recibe con la agregación (y tal vez la escasez) de un recurso fundamental que ofrece para las hormigas que la defienden.

Sin embargo, tomando en cuenta que la vida de una hoja es mucho mayor al periodo durante el que posee cuerpos de Belt, es importante probar que el agotamiento de este recurso, el nivel de la protección y la adquisición de otros tipos de defensas de las hojas nuevas están sincronizados de la manera apropiada para que esta protección sea, verdaderamente, una estrategia de resguardo de tejidos vulnerables de la planta.

## Referencias

- Baldovino, C. 2002. Defensa del recurso alimenticio por *Pseudomyrmex spinicola*.  
Ecología Tropical y Conservación 2002-2 (Farji-Brener y Barrantes, eds.)  
Universidad de Costa Rica y Organización para Estudios Tropicales. Costa Rica.
- Hölldober, B. y Wilson, E. O. 1990. The Ants. The Belknap Press, Estados Unidos de América.

## Nota Corta

### RESPUESTA DE *PSEUDOMYRMEX SPINICOLA* A LA DESTRUCCIÓN DE SUS “GUARDERÍAS”

Alejandro Muñoz Rivera

**Palabras Clave:** respuesta ante depredación, *Pseudomyrmex spinicola*

Una de las adaptaciones que permitió el establecimiento de la relación mutualista entre los cornizuelos (*Acacia* spp.) y las hormigas del género *Pseudomyrmex* es la presencia de estípulas agrandadas que forman espinas huecas (Hölldobler y Wilson 1990). Después de copular, una reina busca una espina tierna de un cornizuelo desocupado, le hace un hueco de entrada y la vacía. Las colonias se establecen en estas espinas, que sirven de refugio a las reinas y de sitios para el desarrollo de las fases inmaduras (Janzen 1990).

Las colonias de *Pseudomyrmex* tienen varios depredadores que rompen las espinas de los cornizuelos. La depredación por aves es rara en Guanacaste, pero de común a ocasional en otras zonas de la distribución de *Acacia* (Janzen 1990). Freese (1976) reportó que en Santa Rosa *Cebus capucinus* puede depredar a *P. belti* arrancando ramas de *Acacia* y abriendo las espinas con los dientes, lo que resulta en la pérdida de la colonia y la subsiguiente muerte de la planta. Al romper una espina de *A. collinsii*, los huevos, larvas y pupas de *P. spinicola* son removidos (obs. pers.). El objetivo de este trabajo es averiguar dónde son reubicados los individuos en desarrollo. Una posibilidad es que sean trasladados a otras espinas que sirvan de refugio a individuos en desarrollo o “guarderías”, mostrando una preferencia por la función que cumple la espina para la colonia. Alternativamente, serían llevados a las espinas más cercanas a la espina dañada, que sería la forma más rápida de reubicar a estos individuos.

Realicé este estudio entre el 10 y el 12 de febrero en el Parque Nacional Palo Verde. Seleccioné 6 individuos de *Acacia collinsii*, con alturas entre los 58 y 73 cm, con 3-6 ramas. En cada planta causé daño a una sola espina, la más grande de la rama que presentara la mayor cantidad de hojas y cuerpos de Belt. En experimentos preliminares determiné que esta era la que presentaba la mayor probabilidad de funcionar como una “guardería”, o sea, de contener huevos, larvas y pupas. Quebré esta espina, en adelante denominada “espina fuente” por la mitad, separando las dos puntas sin despegarlas de la rama, tratando de reducir al máximo el número de individuos inmaduros que pudieran caer al causar el daño.

Para cada individuo inmaduro de la espina fuente, ya fuera un huevo, larva o pupa, determiné la “espina destino” a la cual fue transportado. Cuando cesó la actividad de reubicación de los inmaduros tapé el hueco de cada espina con cinta adhesiva y corté la sección de la planta en la cual se llevaron a cabo las reubicaciones. En el laboratorio abrí cada espina, conté el número de inmaduros presentes después de realizar el daño y calculé el número de inmaduros presentes antes de realizar el daño. Para cada inmaduro reubicado determiné la distancia entre la espina fuente y la espina destino, expresada como el número de espinas recorridas. Realicé regresiones lineales para averiguar si el número de individuos reubicados en una espina destino se relaciona con el número de inmaduros presentes en esta o con la distancia entre la espina fuente y la espina destino. Al realizar el daño, una gran cantidad de hormigas de la misma rama, de ramas adyacentes y del tallo acudieron a la espina fuente y se mantuvieron recorriendo esta espina, la rama en que estaba ubicada y las hojas de esta rama por un

período que varió entre 5 y 35 minutos. Una vez concluido este período, el proceso de reubicación de los individuos comenzaba y se prolongaba de una hora a una hora y media.

Observé la reubicación de 108 huevos, larvas y pupas en las 6 plantas seleccionadas. En todos los casos la reubicación de los inmaduros se limitó a un área discreta que comprendía espinas de la misma rama, espinas de una de las ramas adyacentes y las espinas ubicadas en la base de estas ramas, que por lo general son más grandes y más duras.

Los inmaduros no fueron llevados preferentemente a otras guarderías, ya que el número de individuos reubicados no mostró ninguna relación con la cantidad de individuos presentes en la espina destino ( $R^2 = -0.05$ ,  $p = 0.96$ ). Tampoco encontré una relación con la distancia recorrida desde la espina fuente a la espina destino ( $R^2 = 0.09$ ,  $p = 0.01$ ), lo que indica que los inmaduros no son trasladados preferentemente a las espinas disponibles más cercanas ni a espinas ubicadas lejos del lugar en que ocurrió el daño. Con respecto al estadio del individuo inmaduro, no noté que ocurriera una secuencia en la reubicación de huevos, larvas y pupas, lo que sugiere ausencia de jerarquización. Si existiera una jerarquización con respecto al valor de los estadios, las pupas, siendo los individuos más próximos a convertirse en adultos, deberían ser reubicadas primero. Además, en varias ocasiones noté que una larva o pupa no podía ser introducida por el agujero de su espina destino. Una hormiga que se enfrentaba a esta situación trataba por un período prolongado de introducir al inmaduro en la espina. En algunos casos tenía éxito, en otros buscaba otra espina y en algunas ocasiones, debido a la dificultad de manipularlo, el inmaduro caía al suelo.

Las variables que tomé en cuenta describen la estructura física de la planta y el uso que se le está dando a las espinas. Ya que estos factores parecen no determinar la espina destino en la cual un inmaduro es reubicado, es posible que la probabilidad de que un individuo sea llevado a una espina tenga que ver con el comportamiento o las características individuales de las hormigas que se encargan de llevar a cabo el traslado. Estas hormigas se comportaban de maneras muy diferentes. Algunas se dirigían directamente a una espina en particular, aunque esta se ubicara lejos de la espina fuente, y transportaban al inmaduro muy rápidamente a su destino. Otras hormigas acarreaban al inmaduro a distintas espinas, caminaban largas distancias para luego devolverse e inspeccionar de nuevo espinas visitadas anteriormente, e incluso visitaban de nuevo la espina fuente antes de comenzar otro recorrido. Estas diferencias en el comportamiento de distintos individuos podrían ser el reflejo de diferentes grados de conocimiento de la planta. Si hay hormigas que se ubican principalmente en las ramas, es posible que conozcan mejor las espinas y puedan trasladar a los inmaduros más efectivamente que hormigas que, por ejemplo, provengan de plantas cercanas que estén siendo utilizadas por la misma colonia.

Otra posibilidad es que un primer evento de reubicación de un inmaduro a una espina determinada influya en el transporte de individuos a ese destino. Sin embargo, no se sabe si las hormigas del género *Pseudomyrmex* utilizan senderos químicos, tanto para orientarse como para reclutar otros individuos (Hölldobler y Wilson 1990). Dado que la depredación de *P. spinicola* por parte de aves no es común en la zona (Janzen 1990) y la presión ejercida por los monos carablanca no es constante a lo largo del año (Freese 1976), los ataques directos a las colonias podrían ser poco frecuentes. Fenómenos mecánicos, como la caída de ramas que destruyan secciones de los cornizuelos podrían destruir guarderías, pero la ocurrencia de este tipo de eventos también debería ser esporádica. Por lo tanto, es probable que no haya evolucionado el desarrollo de un mecanismo organizado de reubicación de larvas en respuesta a la destrucción de espinas. La falta de jerarquización al reubicar los inmaduros es una

evidencia que apoya esta idea. El hecho de que algunos inmaduros no pudieran introducirse en los agujeros de la espina destino indica que la reubicación de individuos durante el desarrollo es un evento infrecuente. Los individuos introducidos como huevos en una espina, por lo tanto, no deberían salir de esta hasta que el adulto esté listo para emerger por su cuenta. Es posible que el tiempo óptimo de uso de la espina esté sincronizado con el tiempo que le toma a los huevos convertirse en adultos, y por esto las guarderías se encuentran por lo general en las ramas jóvenes.

Estos resultados indican que la principal respuesta de *P. spinicola* ante la depredación de sus guarderías es, más que una rápida estrategia de reubicación, atacar al depredador, lo que se evidencia en la actividad de las hormigas durante el período de tiempo que transcurre antes de que empieza la reubicación de los inmaduros. El proceso de reubicación de los inmaduros sobrevivientes es poco predecible en términos de las variables medidas, ya que al ser las destrucciones de guarderías eventos esporádicos, es posible que las hormigas no hayan desarrollado una organización particular para lidiar con esta situación.

## Referencias

- Bronstein, J.L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies of our understanding of mutualism. *Biotropica*. 30:150-159.
- Freese, C.H. 1976. Predation on swollen-thorn acacia ants by white-faced monkeys *Cebus capucinus*. *Biotropica*. 8:278-281.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press. Boston, EUA. 732 p.
- Janzen, D.H. 1990. *Pseudomyrmex ferruginea* (Hormiga del Cornizuelo, Acacia-Ant). En: D.H. Janzen (ed.). *Costa Rican Natural History*. Editorial de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica. Pp 757-759.

## COMPORTAMIENTO DE LAS OBRERAS DE *PSEUDOMYRMEX SPINICOLA* FRENTE A LA RECOLONIZACIÓN POR PARTE DE OTRAS REINAS.

Diego A. Cadenas M.

**Resumen.** Evalué el comportamiento de las obreras ante la presencia de una reina intrusa. Durante la primera hora posterior a colocar reinas en cuernos sobre plantas con obreras, estas se limitaron a asomarse en el cuerno de la reina (comportamiento de reconocimiento, aparentemente no agresivo). Las reinas que coloqué dentro de cuernos en plantas ocupadas por otras colonias, abandonaron sus cuernos con mayor frecuencia que las que coloqué sobre tubos, indicando que la presencia de las obreras causa el desalojo de los cuernos por parte de las reinas. Las obreras pueden sacar a las reinas de sus cuernos en el periodo de tiempo que no realicé observaciones o sacarlas de la planta cuando estas salen a comer. No encontré un patrón de comportamiento frente a las larvas de las reinas intrusas, pues con igual frecuencia fueron guardadas o retiradas. Las obreras defienden su planta y presentan un comportamiento que evita que otras reinas se establezcan en ellas.

**Palabras clave:** *Acacia colinsii*, comportamiento territoriales, *Pseudomyrmex spinicola*

### Introducción

La competencia entre hormigas por colonizar plantas que brindan refugio y alimento ha estimulado que se seleccionen comportamientos agresivos para defender dichos recursos. Un ejemplo de esto es *Pseudomyrmex spinicola* el cual presenta una relación mutualista con *Acacia colinsii*. Esta relación se inicia con la llegada de una reina ya fertilizada, que se introduce en un cuerno tierno de la planta y deposita sus huevos, los cuales alimenta con cuerpos de Belt que son una combinación de lípidos y proteínas producidos por las plantas. Cumplida la etapa larval emergen las primeras obreras que serán las responsables de proteger la colonia y alimentar las nuevas larvas.

En cada planta de *Acacia* se logra establecer una sola colonia de hormigas. Sin embargo, por ser las plantas jóvenes un recurso limitado, otras reinas intentan establecerse en plantas ocupadas. De lograrlo, las dos colonias pudieran competir por los cuernos (refugio) y por el alimento que ofrece la planta (Fernández 2003).

El comportamiento agresivo de las obreras de *P. spinicola*, les permite proteger su alimento y refugio (Holldober y Wilson 1990).

No obstante, se desconoce si dicho comportamiento es la causa de que otras reinas no puedan fundar sus colonias en *Acacia* ya ocupadas (Joyce com. Pers.), Eventualmente las reinas intrusas pueden ser sacadas de los cuernos en donde se han introducido y lanzada de la planta o lanzarlas cuando estas caminan sobre los tallos. Además, las obreras pueden lanzar los huevos de la reina que recién intenta establecer su colonia.

Por esta razón, me propuse conocer si las obreras de *P. spinicola* presentan un comportamiento agresivo sobre reinas que se introducen en cuernos de plantas ya ocupadas, determinar si este comportamiento obliga a la reina a dejar su cuerno, evaluar si las obreras presentan un comportamiento agresivo sobre reinas que caminan en la planta ya ocupada y si las obreras retiran de la planta los huevos, larvas y pupas de las reinas intrusas.

### Métodos

Para evaluar el comportamiento de las obreras sobre la reina que se encuentran dentro de cuernos seleccioné 4 plántulas de *A. colinsii* de aproximadamente 30 cm de alto y con una reina dentro de uno de sus cuernos (planta donante). Cada plántula se amarró en una *Acacia* de aproximadamente 150 cm de alto (planta receptora), de tal forma que la plántula simulara ser una rama de la planta receptora. Durante 60 minutos y a intervalos de 5 minutos observe el comportamiento de las obreras que se acercaban al cuerno que poseía la reina intrusa. Para medir si la presencia de las obreras afecta la permanencia de la nueva reina en su cuerno, seleccioné 16 plantas donantes y cada una fue amarrada en una planta receptora. Para verificar si las obreras eran responsables de que la reina abandonara su cuerno, amarre 16 plantas donantes a un tubo enterrado verticalmente dentro del bosque, 24 horas después conté el número de reinas que permanecían (en las plantas donante) sobre las plantas receptora y sobre el tubo. Para medir si las respuestas eran independiente de los factores considerados use una prueba de  $X^2$ .

Para saber si existía un comportamiento agresivo de las obreras sobre las reinas que caminan sobre el tallo, amarré 8 plantas donantes sobre 8 plantas receptoras y apliqué humo dentro del cuerno donde se encontraba la reina para causar su salida. Inmediatamente registré la frecuencia con la cual las reinas intrusas eran lanzadas al suelo, se caían solas o si ingresaban a su cuerno.

Con el fin de determinar el comportamiento de las reinas sobre los huevos, larvas y pupas de la reina intrusa, seleccioné 13 plantas donantes con huevos, larvas y pupas. Cada planta donante la amarré a una planta receptora, haciendo observaciones durante 20 minutos y registrando la frecuencia con que las obreras arrojaban o guardaban en los cuernos (planta receptora), los huevos, larvas y pupas. Para comparar la frecuencia de estos comportamientos utilicé la prueba no paramétrica de Wilcoxon.

## Resultados

El comportamiento de las obreras frente a reinas intrusas que se encontraban dentro de cuernos se limitó a asomarse dentro del cuerno tocando las antenas de la reina con sus antenas. Este comportamiento se repitió en todas las replicas y durante todas las horas de observación a un tasa promedio de 2 asomadas por minuto.

El número de reinas que permanecían en los cuernos de plantas donantes puestas en plantas receptoras (tratamiento con hormigas) fue proporcionalmente menor que en el tratamiento sin hormigas (tubo). Por otro lado, el número de reinas que abandonaron los cuernos fue mayor en el tratamiento con hormigas que en el tratamiento control (tubo).  $X^2 = 7.38$ , g.l. = 1,  $P = 0.0066$  (Fig. 1). El 50 % de las reinas que salieron de su cuerno fueron lanzadas al suelo por una o varias obreras. Este comportamiento ocurrió en un periodo de tiempo promedio de aproximadamente  $2.8 \pm 2.24$  minutos. El otro 50 % de las reinas que salieron cayeron sin tener contacto con las obreras en un promedio de tiempo de  $1.66 \pm 0.86$  minutos. El comportamiento de guardar las larvas de la reina intrusa dentro de cuernos de las plantas receptoras no fue mas frecuente que el de sacarlas de la planta.  $N = 13$ ,  $T = 15.5$ ,  $P = 0.41$

## Discusión

Encontré que los tratamientos con hormigas mostraron más desalojos de reinas que el tratamiento control; las obreras lanzaron a las reinas que caminaban por los tallos. Adicionalmente, no encontré un patrón en el comportamiento de los obreros sobre las larvas o pupas de la reina invasora.

El comportamiento de las obreras de asomarse en el cuerno donde estaba la reina intrusa, sugiere que estas localizaron la reina y la identificaron como foránea. Sin embargo, faltaría comparar este comportamiento y su frecuencia con el de las obreras ante la presencia de su propia reina. Este comportamiento no lo puede considerar agresivo durante la hora de observación. No obstante, la ausencia de reinas 24 horas después en el tratamiento con hormigas sugiere que las obreras pudieran cambiar su comportamiento incrementando su nivel de agresión con el tiempo, o que, para alimentarse las reinas deben salir de su cuerno, dejando la protección que este brinda, y enfrentarse a las obreras, las cuales pueden expulsarlos.

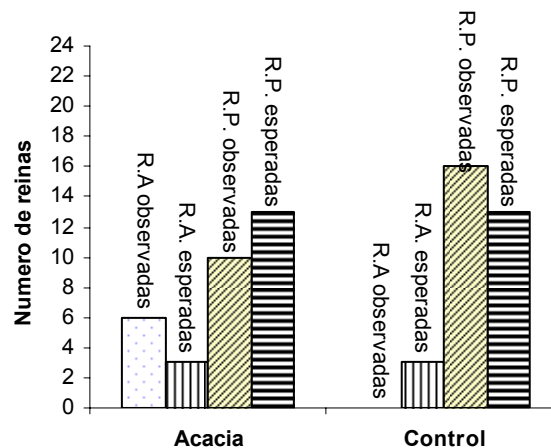
Algunas obreras que guardaron las descendencias de la reina intrusa en sus propios cuernos, presentaron un comportamiento equivalente al de otros insectos sociales de secuestrar y alimentar obreras de otras colonias, para aumentar la mano de obra y ahorrar la energía que se emplearía para producir y criar sus propias obreras (F. Joyce, com. pers.). Sin embargo, en todas las plantas no se presentó este comportamiento. Las obreras de algunas colonias expulsaron los huevos, larvas y pupas de la reina intrusa. Ante este resultado, sugiero que quizás estas colonias no necesitan reclutar estas futuras larvas pues ya cuenta con suficientes larvas, o que el recurso alimentario es escaso para alimentar más larvas. Por otro lado, no puedo descartar que a pesar de haber escogido plantas donante lejanas a las plantas receptoras, quizás pudiera existir algún parentesco entre la reina intrusa y las obreras, lo que explicaría el comportamiento de guardar las descendencias de esta.

Como conclusión, se demostró que las obreras de *P. spinicola* presentan un comportamiento agresivo, capaz de expulsar a reinas intrusas que intentan establecerse en las plantas ya ocupadas. Por otro lado, el comportamiento de lanzar o esclavizar a las obreras de la reina intrusa varía entre las colonias.

## Referencias

Fernández F. (Ed.). 2003. Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander Von Humboldt. Bogotá, Colombia

Holldober, B. y Wilson, E. O. 1990. The Ants. The Belknap Press, Estados Unidos de América.



**Fig. 1** Frecuencias observadas y esperadas de los cuernos de las plantas donante que ya no tenían reina (RA) y los que aun tenían reinas presente (RP) colocadas en plantas de *A. colinsii* (tratamiento con hormigas) y en las puestas sobre el tubo (control)



## PARA EL LEÓN DE HORMIGA EL TAMAÑO NO IMPORTA: EFECTIVIDAD DE LAS TRAMPAS DE *Myrmeleon* sp. CON PRESAS DE DIFERENTE TAMAÑO

Sandra Patricia Galeano M.

**Resumen.** La alta efectividad en el forrajeo de especies sedentarias o de baja movilidad es esencial para su crecimiento y desarrollo exitoso. En el caso de *Myrmeleon* sp., dicha efectividad puede manifestarse en la forma y tamaño de las trampas que construye, como también en la capacidad de mantenimiento y reconstrucción de las mismas. Evalué el efecto del tamaño de las trampas del león de hormiga (*Myrmeleon* sp.) mayores a 30 mm, respecto a presas de diferente tamaño (*Crematogaster* sp., *Pseudomyrmex spinicola* y *Ectatomma ruidum*), en términos de frecuencia de escape y tiempo de captura de presas. El número de hormigas que escapó a trampas de diferente tamaño fue muy bajo para las tres especies y no varió con el tamaño de las trampas; demostrando su alta efectividad. El tiempo de captura de individuos de las diferentes especies de hormigas en las trampas de diferente tamaño tampoco varió, apoyando la propuesta de una alta efectividad de las trampas independientemente de su tamaño. Ésta alta efectividad podría estar siendo explicada por características del suelo, más que por el diámetro y ángulo de la trampa o el tamaño de la larva de león de hormiga, ya que se ha reportado la preferencia del león de hormigas por la construcción de sus trampas en suelos con partículas finas y a que las hormigas parecen escapar tres veces más rápido de trampas construidas en suelo de grano grueso que en suelo de grano fino, aunque la construcción en dicho sustrato implica a su vez trampas de mayor diámetro y profundidad.

**Palabras clave:** León de hormiga, *Myrmeleon*, captura de presas

### Introducción

Los animales se enfrentan a variaciones en la calidad y distribución espacial y temporal de los recursos. En el caso de animales de poca movilidad, la captura de presas no es predecible ni espacial ni temporalmente (Ortiz 2001), por lo que sus estrategias de forrajeo deberían ser altamente efectivas para permitir su desarrollo y supervivencia. Las larvas de león de hormigas (*Myrmeleon* sp.), son depredadores pasivos que construyen trampas cónicas en la tierra y esperan en el fondo de ellas la caída de pequeños artrópodos, principalmente de hormigas, que constituyen su principal presa (Lucas & Brockmann 1981 en Botz et al. 2003). Debido a que las hormigas son muy ágiles al moverse en una gran variedad de sustratos, incluyendo la escalada de superficies lisas verticales (Botz et al. 2003), las trampas de león de hormiga deben estar construidas de forma tal que asegure su captura. Se ha observado que diferentes características del diseño de las trampas tales como diámetro, profundidad, ángulo y características del suelo en que ha sido construida, influyen en la caída y captura de las presas (Farji 2003). Evalué la variación en la efectividad de trampas de *Myrmeleon* de diferente diámetro y ángulo, en la captura de hormigas de diferente tamaño corporal. Esperaba que características en el diseño de las trampas (diámetro y ángulo) facilitaran la captura de presas de un rango específico de tamaño corporal y facilitara el escape de otras. De manera que esperaba que las hormigas de mayor tamaño tuvieran una mayor probabilidad de escape en trampas de menor tamaño y en trampas de mayor ángulo, y que el tiempo de captura en trampas de mayor tamaño fuera menor respecto a trampas de menor tamaño, siendo las primeras más efectivas en la captura de presas.

## Métodos

Seleccioné 30 trampas de león de león de hormiga (*Myrmeleon* sp) mayores a 30 mm de diámetro en diferentes sectores del Parque Nacional Palo Verde. Medí el diámetro superior y la profundidad de cada trampa con una cinta métrica y un palillo graduado, antes de iniciar el muestreo. Colecté hormigas de tres especies de diferente tamaño corporal (*Crematogaster* sp, *Pseudomyrmex spinicola* y *Ectatomma ruidum*) para utilizarlas como presas. En cada una de las trampas agregué una hormiga de cada una de las especies en intervalos de siete horas, evitando las horas del medio día y de la noche, en las que posiblemente los leones de hormiga no estarían muy activos. Seguí la secuencia *Crematogaster* sp, *Pseudomyrmex spinicola* y *Ectatomma ruidum* al ofrecer las hormigas a las trampas. De manera que ofrecía a la primera trampa una hormiga de la primera especie, a la segunda trampa, una de la segunda especie y así sucesivamente. Registré el tiempo que tardó el león de hormiga en atrapar a su presa y si esta escapaba o no de la trampa. Al finalizar los tratamientos, medí nuevamente el diámetro de las trampas y la longitud del cuerpo del león de hormiga con un calibrador digital de alta precisión Mitutoyo (0.05 mm). Calculé el ángulo del cono de la trampa mediante el teorema de Pitágoras.

Evalué el grado de correlación entre las variables diámetro, profundidad y ángulo de las trampas. Seleccioné de ellas las variables menos correlacionadas para usarlas como variables independientes en el análisis de los datos. Con el objeto de determinar la relación entre el diámetro y el ángulo de las trampas y la frecuencia de escape de las hormigas, realicé regresiones logísticas para cada una de las especies. Utilicé regresiones múltiples para evaluar como las características de las trampas afectaban el tiempo de captura de las presas.

## Resultados

La profundidad de las trampas se relacionó con el diámetro y ángulo de las mismas ( $R = 0.53$ ,  $p = 0.006$  y  $R = -0.79$ ,  $p < 0.001$ ), mientras que el diámetro y el ángulo no se relacionaron ( $R = 0.06$ ,  $p = 0.95$ ). El número de hormigas que escapó a trampas con diámetros de orificio diferentes, fue similar para todas las especies (*Crematogaster*:  $\text{Chi} = 1.45$ ,  $p = 0.23$ ; *P. spinicola*:  $\text{Chi} = 1.64$ ,  $p = 0.20$ , y *E. ruidum*:  $\text{Chi} = 2.33$ ,  $p = 1.26$ ). De igual manera, el número de hormigas que escapó fue similar para trampas con diferente ángulo para todas las especies (*Crematogaster*:  $\text{Chi} = 0.71$ ,  $p = 0.39$ ; *P. spinicola*:  $\text{Chi} = 0.20$ ,  $p = 0.65$ , y *E. ruidum*:  $\text{Chi} = 0.15$ ,  $p = 0.69$ ). El bajo número de individuos de *Crematogaster* sp. que escapó de las trampas, se relacionó con la longitud de las larvas de león de hormiga ( $\text{Chi} = 8.22$ ,  $p = 0.004$ ), a diferencia de *P. spinicola* y *E. ruidum*, cuyo número de individuos que escapó, no se relacionó con la longitud del león de hormigas ( $\text{Chi} = 2.37$ ,  $p = 0.12$ ;  $\text{Chi} = 0.84$ ,  $p = 0.36$ ). El mayor número de individuos que escapó de las trampas de *Myrmeleon* sp., correspondió a *E. ruidum*. Por otro lado el tiempo de captura de las trampas con diferente diámetro, ángulo de la trampa y tamaño de larva de *Myrmeleon* sp. fue similar para *Crematogaster* sp. ( $F = 1.34$ ,  $p = 0.26$ ), *P. spinicola* ( $F = 3.38$ ,  $p = 0.08$ ) y *E. ruidum* ( $F = 1.14$ ,  $p = 0.29$ ).

## Discusión

El bajo número de hormigas que logró escapar de las trampas de *Myrmeleon sp.*, refleja la alta efectividad de éstas en la captura de presas de diferente tamaño, sin importar el diámetro superior o ángulo de la trampa. El león de hormigas es un organismo semi-sedentario, depredador pasivo que depende únicamente de la caída de presas en su trampa y de su capacidad para capturarlas y retenerlas efectivamente. La alta efectividad en las trampas que construye es por lo tanto, esencial para su crecimiento y desarrollo exitoso. Sin embargo hubo algunos individuos, principalmente de *E. ruidum* que lograron escapar de las trampas de diferentes diámetros. Los individuos de ésta especie, son de un tamaño mayor al de las otras especies de hormigas arrojadas a las trampas, lo que facilita su desplazamiento por la trampa y le da una mayor probabilidad de alcanzar la parte exterior a ella. El alto número de individuos de *Crematogaster sp.* capturado en las trampas, se relacionó con la longitud de las larvas de león de hormiga, indicando que larvas de mayor tamaño corporal están consumiendo un mayor número de individuos de la especie mas pequeña de hormiga, lo que parece no ocurrir con presas medianas y grandes. Ninguna de las variables aquí medidas explicó la alta efectividad de las trampas de *Myrmeleon sp.* Sin embargo, una variable que podría explicar dicha efectividad, no cuantificada aquí, es el tamaño de las partículas del suelo, debido a que se ha reportado la preferencia del león de hormigas por la construcción de sus trampas en suelos con partículas finas (Botz et al. 2003) y a que las hormigas parecen escapar tres veces más rápido de trampas construidas en suelo de grano grueso que en suelo de grano fino, aunque la construcción en dicho sustrato implica a la vez trampas de mayor diámetro y profundidad (Farji 2003). Las trampas seleccionadas en este estudio parecen estar construidas en suelos de tamaño de grano similar, sin embargo sería necesario corroborar esta observación.

El tiempo de captura de las hormigas de diferentes especies no mostró diferencias entre trampas, ni se relacionó con el tamaño de ellas o con la longitud de la larva de *Myrmeleon sp.*, sugiriendo una vez mas la alta efectividad del león de hormiga. Sin embargo, se debe tener en cuenta que las trampas seleccionadas correspondieron a un rango entre los 30 y los 60 mm y no incluyeron trampas mas pequeñas que construyen los leones de hormiga en su ambiente natural. Probablemente al considerar dichas trampas, se encuentre una relación entre el número de individuos capturados y no capturados con el diámetro y ángulo de las mismas.

## Referencias

- Arnett, A. & N. Gotelli. 2000. Pit building decisions of larval ant lions: Effects of larval age, temperature, food and population source. *Journal of Insect Behavior* 14 (1): 89-97.
- Botz, J., C. Loudon, J. Bradley, J. Olafsen & D.W. Steeples. 2003. Effects of slope and particle size on ant locomotion: Implications for choice of substrate by antlions. *Journal of the Kansas Entomological society* 76 (3): 426-435).
- Farji-Brener, A. 2003. Microhabitat selection by antlion larvae, *Myrmeleon crudelis*: Effect of soil particle size on pit-trap design and prey capture. *Journal of insect Behavior* 16 (6): 783-796.
- Lucas, J.R. 1985. Metabolic rates and pit-construction costs of two antlion species. *Journal of Animal Ecology* 54: 295-309.

Lucas, J.R. & H.J. Brockmann. 1981. Predatory interactions between ants and antlions (Hymenoptera: Formicidae y Neuroptera: Myrmeleontidae). *Journal of the Kansas Entomological society* 54: 228-232).

Ortiz, V.P. 2001. Éxito de captura y selección de hábitat en el león de las hormigas *Myrmeleon* sp. Pp 246-249. En Fraji-Brener A. y G. Barantes (Eds). Informe del curso de Ecología Tropical y Conservación 2001-02. Costa Rica.

## Nota corta

### APOSEMATISMO EN *DYSDERCUS BIMACULATUS* (PYRHOCORIDAE - HETEROPTERA)

Susana Chamorro Arias.

**Palabras clave:** aposemático, defensas químicas, *Dysdercus bimaculatus*, mimetismo batesiano, *Myrmeleon* sp.

La depredación es una fuerza de selección fundamental en modelar los caracteres de los organismos, por lo cual algunas especies han desarrollado mecanismos contra sus depredadores como las variaciones en la coloración, mimetismo, mimetismo batesiano, aposematismo y defensas químicas. La coloración aposemática (rojo, naranja y amarillo con negro en los márgenes) advierte a los depredadores de la potencial toxicidad de la presa. Este término se refiere a colores llamativos en organismos que presentan defensas químicas, las que pueden ser producidas por el propio organismo o tomadas de su alimento. (Stiling 1992, Wessells y Hopson 1988). El mimetismo batesiano se da en especies que son tóxicas pero presentan colores brillantes de advertencia no imitando a especies tóxicas.

*D. bimaculatus* es del orden Heteróptera, pertenece a la familia Pyrrhocoridae y sus ninfas presentan una coloración roja. Estos individuos coexisten con *Myrmeleon* sp., que pertenece al orden Neuróptera. Esta larva es un depredador pasivo que captura sus presas construyendo en el suelo trampas cónicas. La larva espera en el fondo de la trampa, cuando las presas caen la larva la muerde con las mandíbulas inyectándoles un compuesto tóxico que las paraliza, chupa el líquido del cuerpo y luego arroja afuera los restos (Suárez *et al* 2003).

El objetivo del trabajo fue probar si *D. bimaculatus* es realmente apocemático. Osea, si su color rojo realmente es una señal de toxicidad o si esta imitando a otros insectos que son rojos y tóxicos. Para ello utilicé como modelo a *Myrmeleon* sp., ya que habita en el suelo y no puede distinguir los colores, a quien ofrecí como alimento ninfas de los chinches. Si *Myrmeleon* sp. comiera las ninfas del *D. bimaculatus* con la misma intensidad que sus presas habituales (i.e., hormigas), demostraría que el color rojo es un “falso” aposematismo, o un posible mimetismo batesiano de otro insecto rojo realmente tóxico. Por otra parte, si las rechazara, implicaría que este chinche es realmente aposemática y presenta defensas químicas.

Realicé este estudio en el bosque seco tropical de la Estación Biológica Palo Verde, Costa Rica. Localicé 50 trampas de *Myrmeleon* sp., de 40 a 50 mm de diámetro, a las que cubrí con un vaso plástico durante la mañana, para ofrecerles las presas (hormigas y chinches) por la tarde. Por otro lado colecté ninfas de *D. bimaculatus*. de 4 a 6 mm de largo y hormigas *P. spinicola* de 5 a 7 mm de largo para *Myrmeleon* sp. Cada presa (una hormiga y un chinche) fue ofrecida intercalada en cada trampa y a lo largo del transecto.

Los individuos de *Myrmeleon* sp., comieron todas presas ofrecidas tanto de *D. bimaculatus* (50) como de *P. spinicola* (50).

*Myrmeleon* sp. no rechazó ningún individuo de *D. bimaculatus*. Estos resultados demuestran que esta no es una especie aposemática ya que al no ser rechazada por el león de las hormigas, podemos inferir que no presenta sustancias tóxicas. La presencia del color rojo llamativo y la ausencia de sustancias tóxicas determina que *D.*

*bimaculatus* posiblemente sea un individuo con mimetismo batesiano, ya que muchos organismos utilizan esta coloración como señal de advertencia para sus depredadores. Sin embargo, al hacer un macerado de ninfas de chinches y aplicarles a *P. spinicola*, estas murieron al poco tiempo de realizada la aplicación. Estudios anteriores con *Eciton sp.* (Hernández 1999), encontraron que la hormiga no consumió presas ofrecidas con macerado de ninfas de chinches. Esto puede indicar que *D. bimaculatus* tendría algunas sustancias tóxicas que pueden afectar a algunos depredadores. En consecuencia, la adaptación de esta especie para evadir un depredador puede ser eficiente para unos y no para otros (Futuyma 1999).

El color rojo de las ninfas de este chinche podría funcionar como defensa para otros tipos de depredadores con visión de colores, como aves o reptiles. Adicionalmente tener ciertas defensas químicas (aunque no probadas en este estudio) podría funcionar para evadir a algunos depredadores que no distinguen colores.

### Referencias:

- Baker, H.G. 1991. Ceiba pentandra (Bombacaceae) (Ceiba, Ceibo, Kapok Tree). Pp: 215 – 217. En: Janzen, D. H. (ed.) Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Futuyma, J.D. 1997. Evolutionary Biology. Sinauer Associates, Inc publishers, Massachusetts. Pp: 539 – 560.
- Hernández, D. 1999. ¿Mal sabor o escudo químico de *Dysdercus bimaculatus* contra las hormigas *Eciton sp.* Pp: 199 – 201. En Farji, A. & G. Barrantes (eds.). Ecología Tropical y Conservación 1999-2 UCR – OET, San José
- Stiling, P.D. 1992. Ecology: Theories and application. 2da ed. Prentice Hall. Pp. 184 – 185. Wssells, N.K. y J. L. Hopson. 1988. Biology. Random House, Inc., New York. Pp. 1158 – 1160.
- Suárez, D.; Zager, I.; Elizalde, L.; Gonzáles, L. R.; Londoño, G. y Wcislo, B. 2003. Reconocimiento de las trampas del león de las hormigas (*Myrmeleon sp.*) por la hormiga *Ectatoma ruidum*. Pp. 139 – 141. En Barrantes G. y J. Chavez (eds.) Ecología Tropical y Conservación 2003 – 2. UCR – OET, San José.

## INTERACCIÓN PRESA-DEPREDADOR EN *Jacquinia nervosa*

Dora Susanibar

**Resumen.** Estudié el efecto de los niveles de floración de *Jaquinia nervosa* sobre la abundancia de sus visitantes florales, herbívoros, polinizadores (presas) y la abundancia de sus potenciales depredadores (arañas diurnas). Encontré que plantas con mayor número de flores atrae a una mayor variedad de visitantes florales y también alberga un mayor número de sus posibles depredadores. En conclusión *J. nervosa* es un buen sistema para estudiar interacciones multitróficas.

**Palabras clave:** arañas diurnas, herbívoros, *Jaquinia nervosa*, polinizadores, visitantes florales

### Introducción

En los bosques tropicales secos, la prolongada estación seca determina el comportamiento caducifolio de muchas especies de plantas. (Chavez 2002, Janzen 1970). En consecuencia esta estación de sequía limita también la disponibilidad de alimento y refugio tanto a herbívoros como depredadores, viéndose obligados estos a agregarse en parches de bosques siempre verdes. Un ejemplo de este proceso es el arbusto de sotobosque *Jaquinia nervosa*, especie única de Theophrastaceae que producen hojas, flores y frutos en estación seca, mas conocida como fenología inversa. Dado que es una de las pocas especies que presentan hojas verdes en el bosque caducifolio durante época seca, este arbusto funciona eventualmente concentrando la actividad de estos organismos.

La finalidad de este estudio fue determinar si el grado de floración de *J. nervosa* determina la abundancia de visitantes asociados a esta planta, y a su vez, si esta disponibilidad afecta la abundancia de sus depredadores (arañas). Si esto fuese cierto, espero que a mayor cantidad de flores de *J. nervosa* encontraría una mayor cantidad de visitantes florales (presas), y por ende una mayor abundancia de arañas (depredadores).

### Métodos

Realicé este estudio en un bosque decido del Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, durante la estación seca. Localicé 25 arbustos de *Jaquinia nervosa* en floración, a los cuales asigné categorías de floración (Cuadro 1). Para cada arbusto estandaricé una altura máxima de 1.50m y durante 15 a 20 minutos conté el número de invertebrados visitantes y depredadores, colecté y posteriormente identifiqué en el laboratorio: 50 Arachnida, 1 Diptera, 119 Hymenoptera, 5 Hemiptera, 35 Coleoptera, 1 Grillidae, 3 Lepidoptera. Para determinar la relación entre el nivel de floración y la presencia de visitantes florales para *Jaquinia nervosa*, utilicé pruebas de correlación de Spermann.

**Cuadro 1.** Categorías de Nivel de floración

Categorías	Nivel de floración
0	Sin flores / con frutos
1	1-25% de floración
2	25-50% de floración
3	50-75% de floración
4	75-100% de floración

## Resultados

En total capturé 214 individuos repartidos en 7 grupos de invertebrados de arañas e insectos y 26 morfoespecies. Los Hemípteros fueron el grupo mas abundante, seguido de los Arachnida y Coleópteros (Fig. 1). Encontré que el número de especies ( $r = 0.45$ ,  $p < 0.05$ ), individuos ( $r = 0.45$ ,  $p < 0.05$ ) Fig. 2(a, b), el número de telas ( $r = 0.29$ ,  $p < 0.05$ ) Fig. 2 (c) y arañas (Salticidae y Thomcidae) ( $r = 0.32$ ,  $p < 0.05$ ) Fig. 2(d) aumentó levemente con la cantidad de flores en la planta.

## Discusión

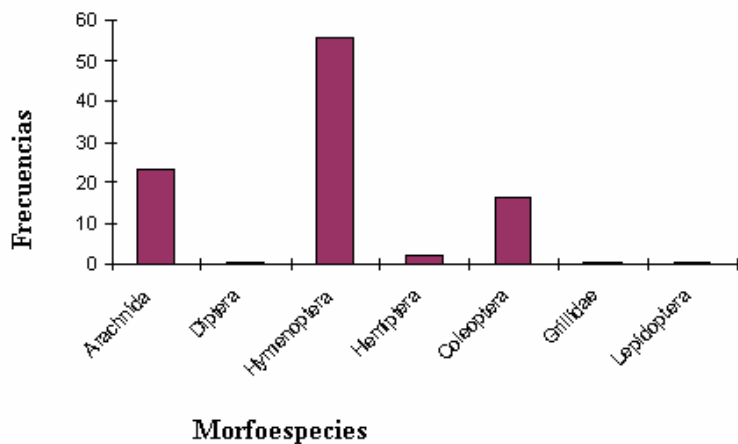
Tanto el número de visitantes florales como el de sus depredadores aumentó con el nivel de floración de *Jaquinia nervosa*. Esto apoya la hipótesis de que el grado de floración de *J. nervosa* determina la abundancia de muchos visitantes y sus potenciales depredadores (arañas diurnas Thomcidae y Salticinae). *Jaquinia nervosa* invierte recursos en producir una floración masiva para atraer a los polinizadores, los que aseguran su reproducción. Además atrae insectos que pueden ser herbívoros que concentran su actividad en plantas siempre verdes. Este efecto de los herbívoros puede ser parcialmente contrarrestado por un aumento en la abundancia de arañas.

En conclusión las interacciones concentradas en situaciones de stress estacional en un arbusto como *Jaquinia nervosa* es un buen sistema para estudiar interacciones multitróficas.

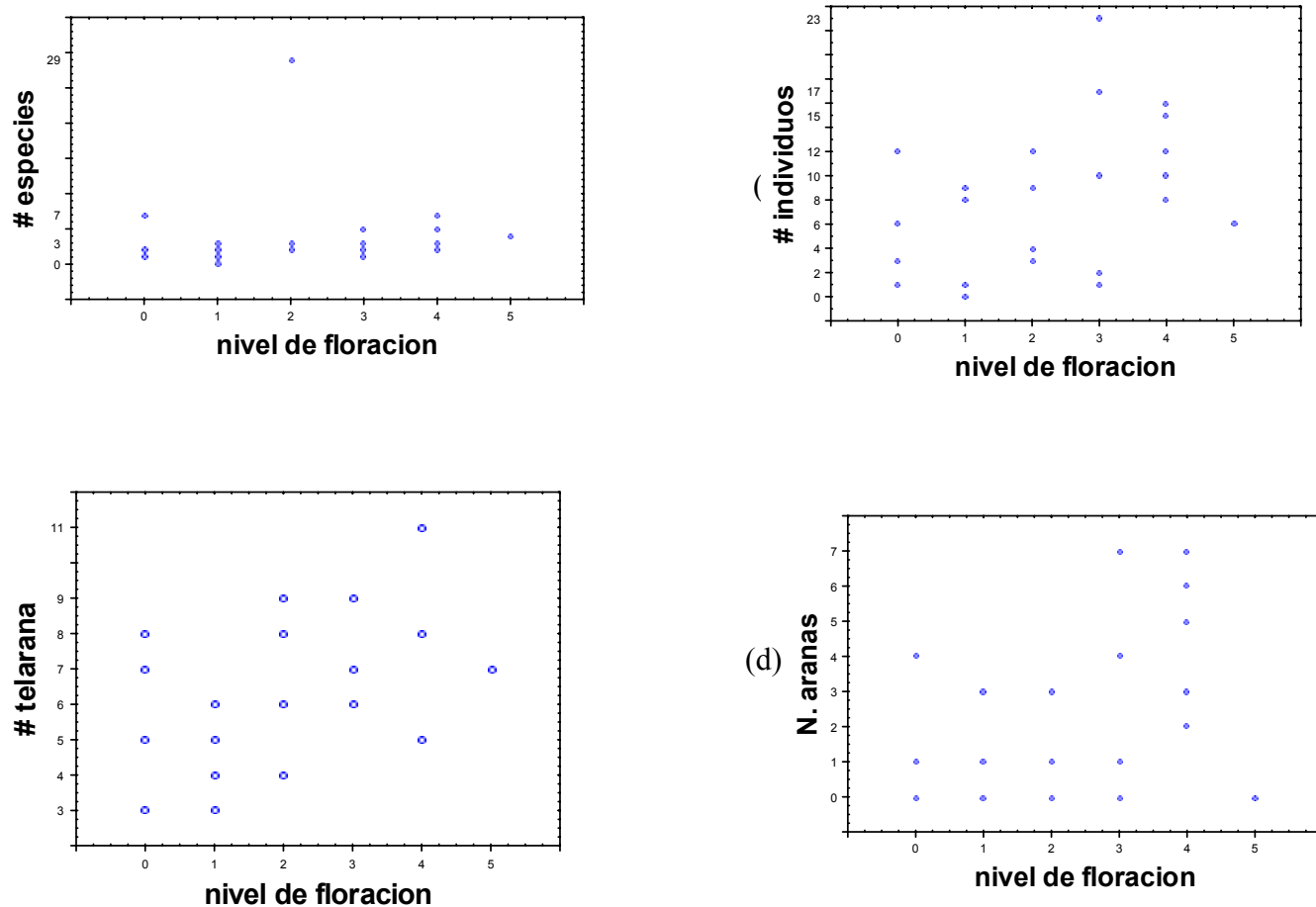
## Referencias

- Chavez, O.M. 2003. Efecto de la Variación Estacional en la Cantidad de luz y de las Interacciones Planta-Herbívoro sobre la Fenología inversa. Tesis para optar el grado de Magister Scientias. Costa Rica
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. Amer. Nat. 501-28





**Figura 1.** Frecuencias de morfoespecies en *Jaquinia nervosa*



**Figura 2.** (a) Relación entre el nivel de floración y el número de especies, (b) número de individuos, (c) telarañas (d) y el número de arañas (Thomicidae y Salticidae).

## Nota corta

### SELECCIÓN DE SITIOS PARA AGALLAS DE AVISPAS DE LA SUPERFAMILIA CHALIDOIDEA EN *PITHECELLOBIMUM LANCEOLATUM*

Adriana López Villalobos.

**Palabras clave:** agallas, Chalcididae, *Pithecellobium lanceolatum*

A lo largo de su historia evolutiva las plantas y los insectos han desarrollado múltiples relaciones. Las agallas vegetales representan una interacción elaborada y compleja desde el punto de vista evolutivo. Los insectos que forman agallas producen sustancias que estimulan en la planta la producción de tejidos que les provee de alimento rico en nutrientes y protección contra el ambiente exterior y depredadores. Esta asociación ha surgido de manera independiente en repetidas ocasiones y de formas muy diversas (Meyer 1987).

Los insectos que producen agallas se separan en dos grupos. Uno relacionado a la alimentación, representado por insectos picadores como tisanópteros, hemípteros y sobre todo homópteros. El otro grupo induce agallas mediante la puesta de huevos en algún tejido (coleópteros, lepidópteros, dípteros e himenópteros). Las hembras de estas especies dejan sus huevos en partes específicas de su hospedero y subsecuentemente el tejido de la planta que rodea el huevo empezara a crecer rápidamente. La larva dentro de la agalla se alimenta durante todo su desarrollo del tejido de la planta hasta que eventualmente emerge como adulto.

Observé que arbustos *Pithecellobium lanceolatum* no mayores a 3m de altura presentaban formaciones irregulares en el borde de sus hojas. Al analizarlo detalladamente en el microscopio estereoscópico determine que se trataba de pequeñas agallas habitadas por una larva de 1 a 2 mm de largo. La agalla presenta una forma inusual para lo reportado anteriormente en el sitio de estudio. La forma de esta agalla parece producto de un enrollamiento del tejido del borde hacia la parte del envés formando una especie de túnel sellado por todos lados.

Colecte 20 hojas de 3 arbustos menores a 3 metros de *Pithecellobium lanceolatum* en el Parque Nacional Palo Verde. Para caracterizar la morfología de las hojas y posteriormente relacionarlo con la posición y el número de agallas. Estas hojas tienen lados asimétricos siendo el izquierdo mayor. Conté el número de agallas así como su largo y ancho para determinar si su abundancia y tamaño variaban entre lado izquierdo y derecho. Considerando que el grosor de la hoja aumenta conforme se aleja del pecíolo, dividí la hoja en cuatro partes iguales desde el pecíolo hasta el ápice, y conté el número de agallas presentes en cada posición. Los datos fueron analizados con Anovas Factorial de dos vías.

El número de agallas vario entre 8 y 17 por hoja dependiendo del tamaño de la misma. Encontré una tendencia a encontrar agallas mas anchas en el lado izquierdo de las hojas  $F(1, 179)=1.90, p= 0.17$ . El ancho promedio de las agallas del lado izquierdo fue de 7mm y en el lado derecho de 6.7mm. En cuanto a la ubicación de las agallas en la hojas encontré que fue menor en el sitio 2 y mayor en los extremos  $F(3, 124) = 4.19, p= 0.01$  (Fig.1.)

Las agallas mas anchas están del lado izquierdo de las hojas donde la superficie disponible (área foliar) es mayor y esto podría estar siendo aprovechado por las larvas para generar agallas de mayor tamaño. En el sitio dos encontré menos agallas que en los sitios cercanos al ápice y al pecíolo. Esto podría estar explicado por el cociente

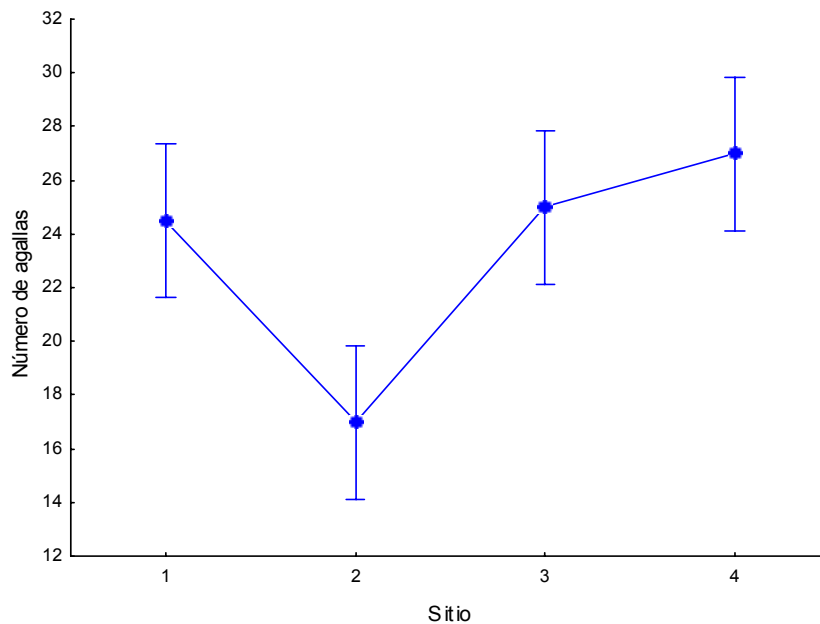
nutrimentos/agua. En los nutrimentos el gradiente de concentración es menor cerca del ápice, pero en la concentración del agua es mayor. Esto quizás puede explicarse debido a las necesidades de las larvas del ápice responden mejor a un gradiente del cociente nutrimento/agua.

La disponibilidad de área foliar para sitios de oviposición estaría jugando un papel importante en la selección de sitios para las agallas cuando el balance nutrimentos agua es el óptimo para el desarrollo de las larvas.

### Referencias.

Dreguer- Jauffret, F. and Shorthouse, J. D. 1992. Diversity of Gall-Inducing insects and their galls. En: Biology of insect-induced galls. Shorthouse, J. D and Rohferitsch, O. (Eds.)Oxford Univ. Press. N Y: 9-33.

Meyer, J. 1987. Plant galls and gall inducers. Gebruder Borntraeger. Berlin Stuttgart. Pp 291.



**Fig. 1.** Numero de agallas encontradas en cada sitio de la hoja.

## AL PARECER LA SEQUÍA NO ES UN PROBLEMA. PRODUCCIÓN DE NÉCTAR EN *RUELLIA* SP. DURANTE LA SEQUÍA.

Margarita M. Ríos.

**Resumen.** El agua es un factor que puede afectar la producción de néctar en las plantas por lo que aquellas que florecen en periodos de sequía pueden estar limitadas por este recurso. Evalué el efecto de la disponibilidad de agua en la producción de néctar en *Ruellia* sp. durante la temporada de sequía. Las plantas que tuvieron mayor disponibilidad de agua no produjeron mayor cantidad de néctar que las plantas que estuvieron bajo condiciones normales de sequía. Entre los individuos que evalué encontré una altísima variación en la producción de néctar. Al parecer, *Ruellia* sp. presenta una estrategia de producción efectiva de néctar en la que la disponibilidad de agua no es un factor limitante.

**Palabras clave:** disponibilidad de agua, factor limitante, néctar, *Ruellia*.

### Introducción

En los bosques secos tropicales, la estacionalidad en la precipitación determina la dinámica de las plantas que allí habitan. Durante los periodos de sequía, la pérdida de agua por evapotranspiración y la baja disponibilidad de agua actúan como presiones de selección sobre los eventos reproductivos de las plantas.

La polinización es el primero de una serie de procesos que conducen a la reproducción sexual de las plantas que producen flores (Murcia 2002) y, en las plantas polinizadas por animales la eficiencia de la polinización puede estar determinada por la producción de néctar. La producción de néctar en una planta implica costos en términos de carbono fijado y agua que podría invertir en crecimiento o reproducción (e. g., mayor número de semillas) (Pyke 1991, Castellanos et al. 2002). Estos costos dependen del volumen y la concentración del néctar producido y son más altos cuando los recursos, como el agua, son factores limitantes.

En una planta la producción de néctar está determinada por el genotipo, los factores ambientales, por otras características como tamaño de la planta y tamaño de la floración, y la interacción entre ellos. El efecto genético sobre la expresión fenotípica es determinante a través de muchos factores morfológicos y fisiológicos que a su vez pueden generar variaciones de una flor a otra en una misma planta y entre individuos de una misma especie (Rathcke1992). Mientras que los factores ambientales como temperatura del aire, intensidad de luz solar, humedad relativa y humedad del suelo, también tienen un efecto importante, incluso difícil de separar de los efectos del genotipo (Rathcke1992).

La producción de néctar en plantas que florecen en épocas de sequía puede estar limitada por la disponibilidad de agua. En este contexto, quise evaluar el efecto de la disponibilidad de agua (humedad del suelo) en la producción de néctar en *Ruellia* sp., durante la época de sequía en un bosque seco. *Ruellia* sp. es una especie apropiada para este tipo de investigaciones, pues es una hierba abundante, que crece en bordes de caminos, florece en la temporada de sequía y produce flores lilas de un solo día y la producción del néctar se da entre la noche anterior y la mañana de la apertura de la flor. Quise explorar, a través de un experimento en el que adicioné agua a algunas plantas, si este es un recurso limitante en la producción de néctar en esta especie.

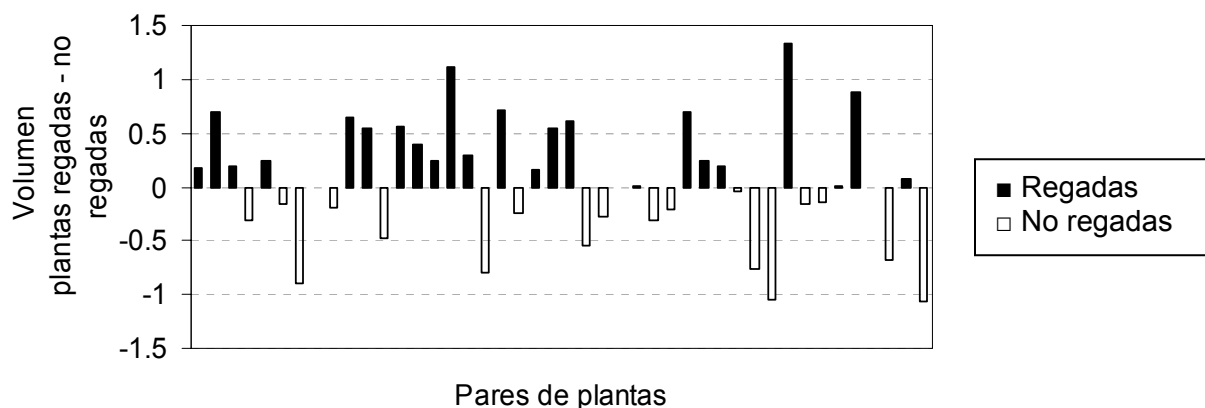
## Métodos

Esta investigación la hice en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica. Seleccioné 44 pares de plantas de *Ruellia* sp., en las que por el tamaño y color de los botones florales, se esperaba que al menos una flor abriera al día siguiente. Los individuos del par estaban separados entre sí por 2 a 3 m de distancia y se encontraban, dentro de lo posible, bajo las mismas condiciones de exposición al sol, tipo y humedad de suelo. Para cada planta aislé la flor de posibles consumidores de néctar a través de una bolsa de malla antimosquitos desde la tarde del día anterior a las mediciones. A uno de los individuos de cada par la regué con 4 litros de agua al final del atardecer. A la mañana siguiente, y en una de las flores aisladas de cada planta, hice mediciones del volumen del néctar con microcapilares de 5  $\mu$ l y de concentración de azúcares con un refractómetro. Para cada planta, adicionalmente, hice mediciones de la altura y conteo del número de flores (tamaño de la floración).

Evalué el efecto de la disponibilidad de agua en el volumen de néctar producido, utilizando una prueba t-student pareada, usando cada par de plantas como un bloque. No utilicé los datos de concentración de azúcares porque generalmente la concentración fue mayor del 32%, la máxima concentración detectada por el refractómetro. También evalué el efecto del tamaño de la planta y de la floración con un análisis de covarianza, obviando el posible efecto del bloque.

## Resultados

El 54% de las plantas que regué produjeron más néctar que las no regadas, (Fig. 1). En general, la cantidad de néctar producido por las plantas regadas (promedio = 0.88  $\mu$ l, DE = 0.48) fue similar ( $n = 44$ ,  $t = 0.61$ ,  $p = 0.55$ ) a la cantidad producida por las plantas sin regar (promedio = 0.83  $\mu$ l, DE = 0.45).



**Fig. 1.** Diferencia en la producción de néctar entre plantas con el tratamiento de riego y sin tratamiento al interior de los pares.

La cantidad de néctar producido por flor no estuvo relacionado con la altura de la planta ( $F = 1.11$ ,  $p = 0.36$ ) ni con el tamaño de la floración ( $F = 1.06$ ,  $p = 0.40$ ). El análisis de componentes de varianza atribuye la mayor parte de la variación a las plantas individuales que al efecto del tratamiento de riego ( $n = 44$ ,  $F = 1.79$ ,  $p = 0.03$ ).

## Discusión

Las plantas no respondieron en términos de cantidad de néctar producido a la mayor disponibilidad de agua en el suelo. Esto puede ser explicado de dos formas. La primera es que el agua, a pesar de ser un recurso escaso durante la temporada de sequía, no es un factor limitante en la producción de néctar en *Ruellia* sp. La segunda es que la respuesta al aumento del recurso agua no se da de un día a otro. Es posible que esta especie tenga un balance hídrico efectivo, alguna estrategia de acumulación de agua o un sistema radicular muy efectivo en la captación de agua, de modo que el néctar producido ya es de alta calidad para los polinizadores. Alternativamente es posible que los costos de producir mayor cantidad de néctar no solo se limitan por la cantidad de agua sino por la inversión de energía en mantener una alta concentración de azúcares.

La alta variación que encontré en la producción de néctar entre individuos sometidos a las mismas condiciones de disponibilidad de agua, indican que ésta característica, en esta especie, presenta muchísima variación. Un diseño alternativo al que yo tuve sería uno en el que se hicieran las mediciones de producción de néctar con tratamiento de riego y sin riego, sobre el mismo individuo, sin embargo, es posible que también se presentarían altas variaciones no causadas por el efecto del tratamiento, sino debidas a variaciones intrínsecas de la especie.

En conclusión, *Ruellia* sp. es una especie que cuenta con un eficiente sistema de producción néctar durante la época de sequía, en el que la disponibilidad de agua no es un factor limitante.

## Referencias

- Murcia, C. 2002. Ecología de la polinización. en M. Guariguata & G. Kattan (eds). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Pp. 493-530.
- Rathcke, B. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. en M. D. Hunter, T. Ohushi & P. Price. Effects of resource distribution on plant-animal interactions. Academic Press, Inc. Pp 114 - 132.
- Castellanos, M. C., P. Wilson & J. Thompson. 2002. Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae). American Journal of Botany 89 (1): 111-118.
- Pyke, G. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? Nature 350: 58-59.

## ESTRATEGIAS PRECIGÓTICAS PARA EVITAR LA INTERFERENCIA REPRODUCTIVA EN DOS ESPECIES DE RUELLIA SP. (ACANTHACEAE)

Francielle Paulina de Araújo

**Resumen.** En este trabajo analicé diferencias morfológicas en dos especies de *Ruellia* (Acanthaceae) que florecen en el mismo periodo y ocurren en el mismo lugar. Encontré un pequeño flujo de polen entre estas dos especies y diferencias significativas en la morfología (largo y diámetro de la corola, volumen y concentración del néctar). Sin embargo, lo que probablemente puede estar ejerciendo mayor aislamiento reproductivo entre estas especies es el horario de apertura de las flores, ya que una abre antes de las 5 y la otra después de las 6 de la mañana.

**Palabras clave:** aislamiento reproductivo precigótico, morfología floral mariposas, *Ruellia* sp.

### Introducción

Varias especies de un mismo género pueden coexistir en un mismo sitio y presentar floración simultánea. La semejanza en atributos florales tales como la sincronía de floración, tamaño de la corola, maduración de las funciones femeninas y masculinas entre especies pueden presentar interferencia positiva o negativa sobre su reproducción (Feinsinger, 1987). Positiva cuando la presencia de una especie aumenta la tasa de visitación de la otra especie, y negativa cuando estas sufren reducción en el éxito reproductivo por el hecho de estar compartiendo polinizadores (Dafni 1992). De esta forma, se espera que especies emparentadas que conviven en un mismo hábitat y cuyas flores tiendan a ser visitadas por un mismo grupo de animales presenten estrategias para evitar el entrecruzamiento (Ambruster *et al.* 1994).

Las plantas pueden presentar estrategias de aislamiento precigótica y postcigótica. En el primer caso, la planta evita que el polen de otra especie llegue a su estigma y germine, por presentar diferencias en su fenología, horario de apertura de las flores, morfología de la corola y recompensas para los polinizadores, y también sustancias que inhiben la germinación de los tubos polínicos. En el segundo caso, la planta puede abortar selectivamente los frutos (Dafni 1992).

En los bordes de bosque seco de la Estación Palo Verde ocurren dos especies de *Ruellia* (Acanthaceae). Estas especies presentan gran similitud morfológica, florecen en el mismo periodo y ocurren en el mismo lugar. Evalué si estas especies tienden a divergir en atributos florales, a fin de minimizar la recepción de polen de otra especie. Si estas especies tienen alguna estrategia precigótica para evitar interferencia reproductiva, espero que los visitantes florales no sean los mismos, o que haya diferencias en la morfología de la corola limitando el acceso a ciertos polinizadores, también diferencias en el sitio de deposición del polen en el cuerpo de los polinizadores, o que existan diferencias en el néctar (volumen y/o concentración) influenciando en la preferencia o demanda energética de los polinizadores.

### Metodología

Realicé el estudio en una senda de bosque tropical seco en el Parque Nacional Palo Verde. La familia Acanthaceae posee 250 géneros y 2500 especies. Tiene distribución en regiones tropicales, con algunas pocas especies en zonas templadas. El

género *Ruellia* tiene cerca de 250 especie, distribuido ampliamente en los trópicos de América, África y Asia. Las dos especies de *Ruellia* sp., se diferencian por el color de sus corolas; *Ruellia inundata* tiene corola morada y *Ruellia* cf. *jussieuoides* tiene corola rosa.

Durante 10 horas observaciones distribuidos en 3 días, en horarios que variaron de las 5 de la mañana hasta las 2 de la tarde, identifiqué los visitantes florales para lo cual, capturé un ejemplar de cada especie que visitaba las flores. Para detectar el horario de apertura de las dos especies fui al campo en horarios distintos de la mañana.

Para observar el flujo de polen entre las especies, deposité polvo fosforescente de colores diferentes en las anteras de las dos especies. En el primer día marqué 300 flores de *Ruellia inundata* con polvo azul y en el segundo día marqué 200 flores. Hice lo mismo para *Ruellia* cf. *jussieuoides* pero el color utilizado fue rosa fosforescente. Al final del período de observación, colecté cerca de 100 flores no marcadas de cada especie para verificar la dispersión del polen. Los estigmas fueron observados en estereoscopio para observar la presencia de polvo como indicativo de flujo de polen intra o inter específico.

En relación a los atributos florales, hice medidas del largo y diámetro de la corola, del estilo y de los estambres en 50 flores, y también medidas del volumen y concentración de azúcares en el néctar. Utilicé un análisis MANOVA para comparar los datos.

## Resultados

Los visitantes más frecuentes de *Ruellia inundata* fueron mariposas, y menos frecuentes abejas de pequeño porte. Encontré 7 especies de mariposas en sus flores, de las cuales dos también visitaron *Ruellia* cf. *jussieuoides*. Algunas abejas visitaron las flores de *Ruellia inundata*, pero estas colectaban solo polen.

Las flores de *Ruellia* cf. *jussieuoides* abren antes de las 5 de la mañana y las flores de *Ruellia inundata* abren poco tiempo después de las 6 de la mañana. Observé que las especies de mariposas que visitaron las dos especies, solo hicieron esto en el inicio de la mañana, mientras solo 40% de las flores de *Ruellia inundata* estaban abiertas.

Encontré un pequeño flujo de polen entre estas dos especies. En el primer día de marcación de flores con polvo fosforescente, las flores fueron marcadas a partir de las 8 horas, y observé que al final de la mañana las flores rosas de *Ruellia* cf. *jussieuoides* no fueron visitadas, mientras que *Ruellia inundata* continuó recibiendo visitas. Por este motivo probablemente no encontré flujo de polvo entre las dos especies en esta primera muestra.

En el segundo día las flores fueron marcadas más temprano, a partir de las 6 de la mañana, y al final de la mañana las flores fueron colectadas. Observando las flores de cada especie en estereoscopio, encontré en *Ruellia inundata* un total de 8% de estigmas que tenían el polvo rosa proveniente de *Ruellia* cf. *jussieuoides* y otros 16% de los estigmas presentaron polvo azul lo que corresponde a la misma especie. En los estigmas de *Ruellia* cf. *jussieuoides* no encontré polvo fosforescente.

Las dos especies presentaron diferencias significativas en todos los atributos florales medidos. El largo de la corola, estilo, estambres y volúmenes de néctar fue mayor en *Ruellia* cf. *jussieuoides*, mientras que *Ruellia inundata* presentó el mayor diámetro de la corola y concentración de azúcar (Tabla 1).

**Tabla 1.** Atributos florales de *Ruellia inundata* y *Ruellia* cf. *jussieuoides* (MD = promedio, ES = error estándar).



	<i>R. inundata</i> MD ± ES	<i>R. jussieuoides</i> MD ± ES	F	P
Largo corola (mm)	21,01 ± 1,42 (n= 50)	25,23 ± 2,24 (n= 50)	126,0 (gl = 1,98)	<0,0001
Diámetro corola (mm)	5,68 ± 0,69 (n= 50)	3,464 ± 0,35 (n= 50)	407,63 (gl = 1,98)	<0,0001
Largo estilo (mm)	22,38 ± 1,85 (n= 50)	24,406 ± 2,25 (n= 50)	24,19 (gl = 1,98)	<0,0001
Largo estambres (mm)	23,19 ± 1,95 (n= 50)	26,30 ± 2,44 (n= 50)	49,75 (gl = 1,98)	<0,0001
Volumen néctar (µl)	0,73 ± 0,43 (n= 25)	2,0564 ± 0,88 (n= 25)	46,39 (gl = 1,48)	<0,0001
Concentración (%)	31,6 ± 1,12 (n= 25)	28,24 ± 3,22 (n= 25)	24,32 (gl = 1,48)	<0,0001

## Discusión

Las dos especies comparten los polinizadores en un pequeño periodo de la mañana. Aunque las flores sean parecidas, las dos especies difieren en todos los atributos florales medidos. Las diferencias en la morfología, disponibilidad del néctar y el horario de apertura de las flores podrían determinar esta baja superposición de polinizadores y por ende, minimiza el entrecruzamiento entre las dos especies. Entretanto, las divergencias morfológicas encontradas en las especies aparentemente no son suficientes para la segregación completa de los polinizadores. Por otro lado, el horario de apertura de las flores, suele ser más importante, pues a partir de un determinado horario de la mañana los polinizadores utilizan más las flores de una especie que de la otra. Esto sugiere que puede existir una separación temporal en el uso del recurso por los polinizadores, dónde el horario que este está disponible y la calidad del mismo pueden influenciar sus preferencias hacia alguna de las especies.

El ancho mayor de las flores de *Ruellia inundata* probablemente ayuda en la diferenciación de deposición del polen en partes distintas en el cuerpo del polinizador y también puede ser una adaptación para recibir visitas de abejas además de las mariposas.

En resumen, además de presentar diferencias en los atributos florales y en el horario de disponibilidad de néctar, estas especies pueden presentar estrategias postcigóticas asociadas, siendo necesario estudios más detallados.

## Referencias

- Armbruster, W.S., Edwards, M. E. y Debevec, E.M. 1994. Floral character displacement generates assemblage structure of western Australian triggerplants (*Stylidium*). *Ecology* 75 (2): 315-329.
- Feisinger, P. 1987. Effects of plants species on each other's pollination: is community structure influenced. *Trends in Ecology and evolution* 2 (5): 123-126.
- Dafni, A. 1992. *Pollination Ecology. A practical approach*. Oxford University Press, New York. 250 pp.

## VARIACIÓN DE LOS CARACTERES FLORALES A LO LARGO DEL EJE DE LA INFLORESCENCIA EN *Combretum farinosum*

Ruth Salas

**Resumen.** Describí el patrón de variación de 6 caracteres florales a lo largo del eje de la inflorescencia en *Combretum farinosum* y evalué si la posición en eje influía sobre la variación de estos caracteres. Colecté 6 inflorescencias y medí el volumen y la concentración de néctar, el diámetro del ovario, la longitud del ovario, del cáliz y del estilo de flores ubicadas en seis secciones diferentes distribuidas a lo largo de la inflorescencia. El volumen y la concentración de néctar de las flores disminuyeron al aumentar la distancia a la base de la inflorescencia. Este patrón podría estar explicado por la distribución diferencial de recursos a lo largo del eje de la inflorescencia, el cual puede ser mayor cerca de la base, por una asimilación diferente de los recursos por parte de las flores o por una maduración diferencial de las flores a lo largo del eje. Sólo la concentración de néctar fue mayor en flores ubicadas en el centro de la inflorescencia, el que puede estar influenciado por la presencia de flores con estilos más grandes. Los demás caracteres florales no variaron, lo que sugiere que la supuesta distribución diferencial de recursos afecta mayormente la producción de néctar involucrado en recompensar visitantes.

**Palabras clave:** caracteres florales, *Combretum farinosum*, inflorescencia, néctar

### Introducción

En las plantas, la producción y distribución de los recursos varía entre las partes de un mismo individuo. Las hojas inmaduras de ciertas especies, poseen menos azúcares y más compuestos secundarios que las maduras (Whitham y Slobodchikof 1981) y las unidades reproductivas de una misma planta, como flores e inflorescencias difieren en tamaño, número y/o producción de néctar (Rathcke 1992 y Schemske 1980).

La producción y la distribución de recursos en la planta, puede estar gobernada por procesos fisiológicos (fotosíntesis y crecimiento), la morfología (tamaño), la posición en la planta (ubicación con respecto a las partes autótrofas) (Endler 1986) y factores ambientales (luz, temperatura, humedad relativa y viento) (Rathcke 1992).

La distribución espacial de los recursos, puede limitar o favorecer el crecimiento y maduración de algunas unidades reproductivas. (Rathcke 1992). Como consecuencia, la cantidad y calidad del recurso varía entre y dentro de unidades reproductivas (flores, inflorescencias frutos e infrutescencias) ya sea para optimizar los movimientos de los potenciales polinizadores (Janzen 1977), o para favorecer y aumentar la probabilidad de supervivencia de algunas semillas (Obeso 2002). En frutos de *Phaseolus coccineus*, la posición del óvulo en el ovario tiene un efecto significativo sobre la probabilidad de maduración y el peso de la semilla. Óvulos cercanos a la base del ovario tienen mayor probabilidad de maduración y producen semillas de mayor peso que aquellos ubicados en el ápice. Es probable que este patrón se esté dando, porque las semillas de la base están más cercanas y mejor conectadas a los recursos maternos, obteniendo y asimilando de mejor manera los nutrientes proporcionados para su desarrollo y crecimiento (Rocha y Stephenson (1990).

*Combretum farinosum* se desarrolla como un arbusto escandente en una variedad de hábitats del bosque seco. Las flores se producen en inflorescencias densas que son racimos elongados y dispuestas sobre un plano horizontal. El desarrollo floral

dentro de una inflorescencia es altamente sincrónico, y las flores raramente difieren en edad. Las inflorescencias cambian de color desde verde, en el primer día, a verde-naranja en el segundo día, naranja en el tercero y rojos en el día cuarto y quinto. Solamente las flores verdes producen gran cantidad de néctar; en las demás la producción decae abruptamente. Las inflorescencias son visitadas por una gran diversidad de animales como colibríes, insectos, murciélagos y monos, atraídos por el néctar del cual se alimentan. (Schemske 1980).

Mi objetivo fue describir el patrón de variación de ciertos caracteres florales a lo largo del eje de la inflorescencia en *C. farinosum* y evaluar si la posición en el eje (medida como una distancia de la flor a la base de la inflorescencia y como la ubicación que ocupa en el eje) influye sobre las variación de los caracteres florales de esta especie. Si la posición influye sobre los caracteres florales y suponiendo que hay una mayor captación de recurso por las flores cercanas a la base, espero que el volumen, la concentración de néctar, el tamaño del ovario, estilo y cáliz disminuyan al aumentar la distancia de las flores a la base de la inflorescencia. Además, dado que las condiciones ambientales, como el viento y/o la temperatura, pueden ser más extremas en los márgenes de la inflorescencia, espero que estos caracteres florales sean de mayor tamaño en el centro de la inflorescencia que en el margen de la misma.

## Métodos

El estudio lo llevé a cabo a mediados de febrero del 2005, en el Parque Nacional Palo Verde. Localicé 8 inflorescencias verdes, muy cercanas a su anthesis, de 4 plantas diferentes que crecían al margen del camino de entrada al parque. Embolsé las inflorescencias entre las 16:00-18:00 horas y las colecté al día siguiente entre las 10:00-12:00 horas.

Conté el número total de flores dentro de cada inflorescencia y medí el eje de cada una como una medida del tamaño de la misma. Dividí la inflorescencia en 4 secciones considerando la longitud del eje y establecí 4 categorías de acuerdo a la distancia de las flores a la base de la inflorescencia: basal (B), mediabasal (MB), mediaapical (MA) y apical (A). En cada sección definí un área de 1 cm de largo X la longitud del ancho de la inflorescencia. Extraje de 6-4 flores de cada una de estas áreas, la mitad de ellas ubicadas en el margen (M) de la inflorescencia, la otra mitad ubicadas en el centro (C) de la misma. Medí 6 caracteres a cada una de las flores: longitud y diámetro del ovario, longitud del estilo y longitud del cáliz, medidos con un calibrador digital Vernier; volumen del néctar, obtenido utilizando microcapilares de 25  $\mu\text{L}$ ; y la concentración de azúcares del néctar, determinada con un Refractómetro manual.

Analicé los datos por medio de ANDEVA factorial para determinar si cada uno de los caracteres florales variaba entre las diferentes distancias (B, MB, MA y A) o entre la ubicación (M y C) dentro de cada inflorescencia y en diferentes inflorescencias, ya que las inflorescencias entre y dentro de individuos varían de tamaño (Schemske 1980).

## Resultados

El número de flores por inflorescencia varió entre 80 y 124 con un promedio de  $96.9 \pm 15.0$ . La longitud del eje de la inflorescencia varió entre 65 y 104 con un promedio de  $85.9 \pm 16.7$  mm. Examiné un total de 166 flores.

Considerando la distancia, todos los caracteres florales variaron entre las inflorescencias (Cuadro 1 y 3). El volumen y la concentración de néctar en las flores disminuyó al aumentar la distancia sobre el eje, siendo mayor en la sección B y MB que en MA y A (Cuadro 2 y 3, Fig 1 y 2). Los otros caracteres florales, longitud y diámetro del ovario, longitud del estilo y longitud del cáliz no variaron a lo largo del eje (Cuadro 2 y 3).

Al evaluar la ubicación de las flores sobre las inflorescencias, todos los caracteres florales variaron entre ellas (Cuadro 1). La concentración de néctar fue mayor si la flor ocupaba una ubicación central en el eje de la inflorescencia que si ocupaba una ubicación marginal (Cuadro 4 y 5). También la longitud del estilo fue mayor en la ubicación central que en la marginal (Cuadro 4 y 5). Los otros caracteres florales, longitud y diámetro del ovario y longitud del cáliz y volumen del néctar fueron similares entre las posiciones centrales y marginales (Cuadro 4 y 5).

## Discusión

El volumen y la concentración del néctar floral de *Combretum farinosum* varió entre flores de una misma inflorescencia. Fue mayor cerca de la base que en la parte apical de la misma (Fig 1). El patrón de variación en la producción de néctar entre flores de una misma planta es común en especies tropicales. La variación a veces es extrema, con muchas flores que no producen néctar completamente y otras que producen grandes cantidades. Así mismo, las inflorescencias verticales comúnmente exhiben gradientes de néctar, ya sea incrementando o disminuyendo su volumen de la base hacia el ápice (Rathcke 1992).

En una inflorescencia las diferencias en producción de néctar suele estar explicada por la edad y el sexo de las flores y la posición relativa de la flor en la inflorescencia (Rathcke 1992). *C. farinosum* posee flores hermafroditas altamente sincrónicas (Schemske 1980). Por lo tanto, es posible que la posición sea la que esté influyendo mayormente en el patrón encontrado. El mayor volumen y concentración de néctar encontrado en las flores cercanas a la base puede ser un reflejo de la distribución diferencial de recursos en la inflorescencia, ya que las flores en estas posiciones poseen una mayor cercanía a la rama y están más vascularizadas, permitiéndoles captar y asimilar mejor los nutrientes que envían las hojas.

No se puede descartar, que la edad de las flores puede estar influyendo en el patrón encontrado. Aunque la mayoría de las flores de las inflorescencias examinadas estaban abiertas, pocas de ellas permanecían cerradas (obs. pers.). Así, si el desarrollo floral difiere en unas pocas horas, la producción de néctar será menor en aquellas flores que abran después.

Por otro lado, la concentración de néctar fue mayor si la flor ocupaba una ubicación central en el eje de la inflorescencia. Este resultado podría estar explicado por las condiciones a las que están expuestas las flores (Rathcke 1992). Las flores en las zonas marginales podrían estar menos protegidas y expuestas mayormente al viento, lo que podría estar influenciando la calidad del néctar al ocurrir procesos de evaporación.

Adicionalmente, la mayor concentración de néctar en la zona central puede estar influenciada por el tamaño de los nectarios ubicados en la base del estilo. Las flores ubicadas en el centro tuvieron un estilo de mayor longitud, así los estilos más largos podrían secretar néctar de mejor calidad.

El hecho de que no haya encontrado variación en los demás caracteres florales medidos indica que todas las flores de una inflorescencia de *C. farinosum* presentan una morfología similar y potencialmente deberían tener la capacidad de producir néctar

de calidad y cantidad similares. Por lo tanto, esto apoya más la idea de que las diferencias encontradas en el volumen y concentración de néctar podrían deberse a factores como aprovechamiento diferencial de los recursos por parte de las flores basales (o un gradiente que disminuye conforme aumenta la distancia desde la base). Adicionalmente sugiere que la supuesta distribución diferencial de recursos afecta mayormente la producción de néctar involucrado en la recompensa a visitantes florales.

En conclusión, la variación en el volumen y la concentración del néctar dentro de una misma inflorescencia de *C. farinosum* parece estar influenciada por la posición que ocupa la flor en el eje de la inflorescencia. Dicha variación puede estar explicada por una distribución diferencial del recurso por parte de la planta a lo largo del eje, por una asimilación diferente del recurso por parte de las flores o porque las flores difieren en edad.

## Referencias

- Endler, J.A. 1986. Natural selection in the wild. Princeton University Press. New Jersey.
- Janzen, D.H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. *Am. Nat.* 111:365-371.
- Obeso, J.R. 2002. The cost of reproduction in plants. *New Phytologist* 155: 321-348.
- Rathcke, B.J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. Pp 113-138. En M.D. Hunter, T. Ohgushi, & P.W. Price (Eds.). *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Academic Press, Inc. New York.
- Rocha, O.J., & A.G. Stephenson. 1990. Effect of ovule position on seed production, seed weight, and progeny performance in *Phaseolus coccineus* L. (Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 77(10): 1320-1329.
- Schemske, D.W. 1980. Floral Ecology and hummingbird pollination of *Combretum farinosum* in Costa Rica. *Biotropica* 12(3): 169-181.
- Whitham T.G., & C.N. Slobodchikof. 1981. Evolution by individuals, plant herbivore interactions, and mosaics of genetic variability: the adaptative significance of somatic mutations in plants. *Oecologia* 49: 287-292.

**Cuadro 1.** Promedio y error estándar por inflorescencia de los caracteres florales de *C. farinosum*.

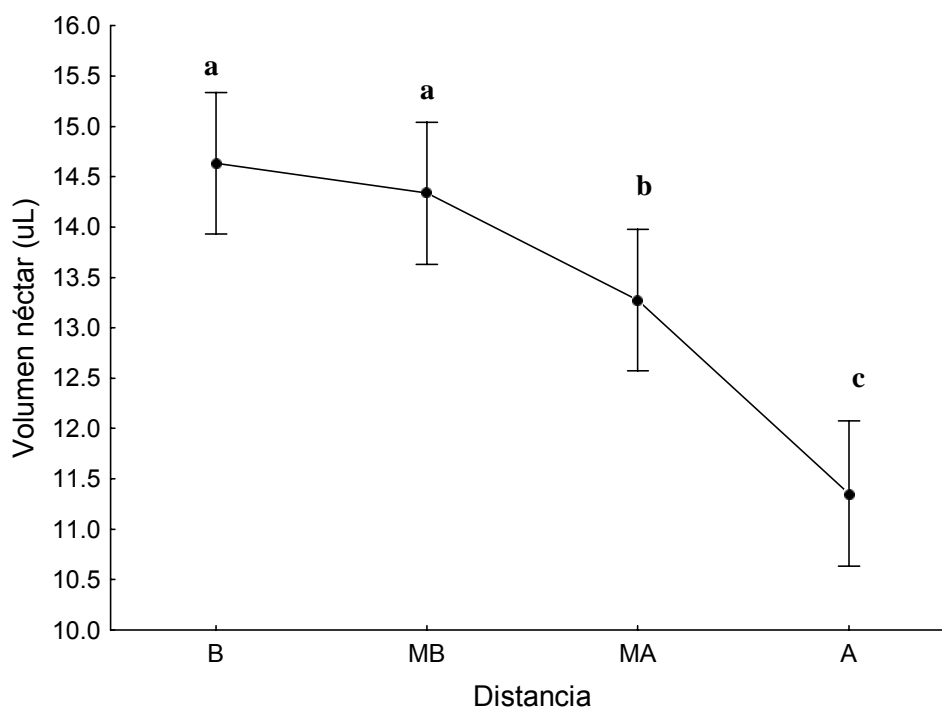
Infloresc.	Longitud ovario	Diámetro ovario	Longitud estilo	Longitud cáliz	Volumen néctar	Concentrac. néctar	N
1	2.4±0.05	0.7±0.01	29.0±0.3	10.0±0.09	20.1±0.4	18.7±0.2	24
2	2.2±0.05	0.7±0.01	26.5±0.3	9.6±0.09	8.9±0.4	13.9±0.2	24
3	2.7±0.05	0.8±0.01	25.2±0.3	8.3±0.09	16.6±0.4	16.4±0.2	24
4	2.8±0.07	0.9±0.02	27.2±0.3	8.5±0.11	12.9±0.5	16.9±0.2	16
5	2.7±0.07	0.8±0.02	26.0±0.3	8.0±0.11	9.1±0.5	15.4±0.2	16
6	2.4±0.06	0.9±0.01	28.0±0.3	8.0±0.01	8.2±0.5	12.9±0.2	22
7	2.4±0.05	0.9±0.01	29.8±0.3	8.9±0.09	12.9±0.4	15.8±0.2	24
8	2.4±0.07	0.9±0.02	29.6±0.3	8.1±0.11	18.4±0.5	20.4±0.2	16

**Cuadro 2.** Promedio y error estándar por categoría de distancia de los caracteres florales de *C. farinosum*.

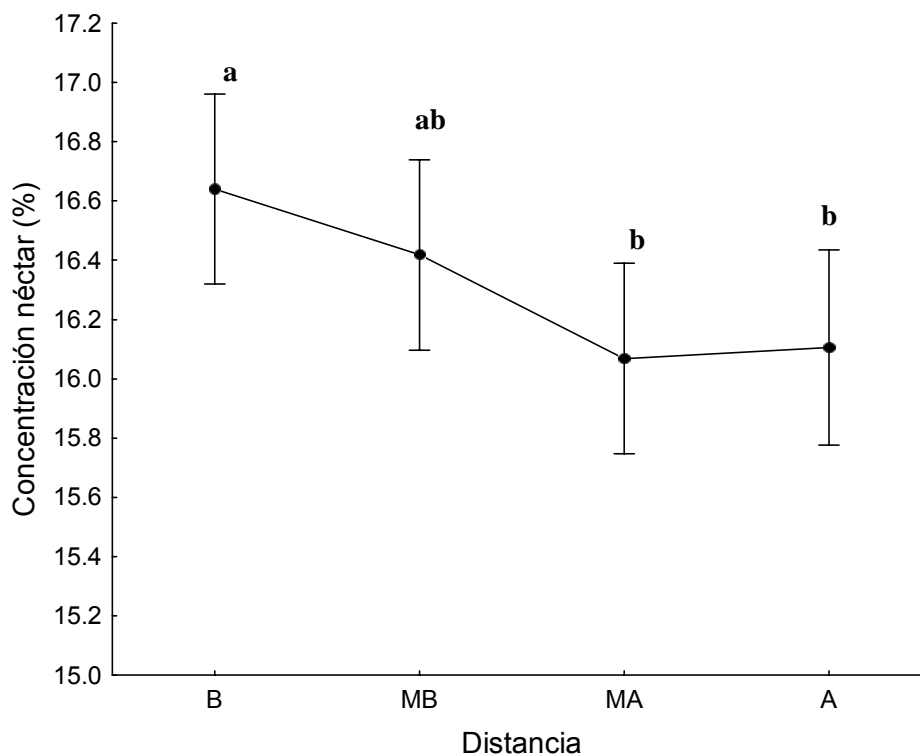
Carácter floral	Basal	Mediabasal	Mediaapical	Apical
Longitud ovario	2.5±0.04	2.4±0.04	2.5±0.04	2.5±0.04
Diámetro ovario	0.8±0.01	0.8±0.01	0.8±0.01	0.8±0.01
Longitud estilo	27.3±0.2	27.5±0.2	27.8±0.2	28.0±0.2
Longitud cáliz	8.7±0.1	8.8±0.1	8.8±0.1	8.8±0.1
N	42	42	42	40

**Cuadro 3.** Resultados de los análisis (ANDEVA factorial) para los caracteres florales entre inflorescencias y entre distancias sobre el eje de la misma.

Carácter floral	Inflorescencia	Distancia	Interacción
Long. ovario	$F_{(7,134)}=11.6, p<0.001$	$F_{(3,134)}=1.52, p=0.2$	$F_{(21,134)}=1.16, p=0.3$
Diám. ovario	$F_{(7,134)}=18.0, p<0.001$	$F_{(3,134)}=1.17, p=0.3$	$F_{(21,134)}=1.16, p<0.3$
Long. estilo	$F_{(7,134)}=31.5, p<0.001$	$F_{(3,134)}=1.73, p=0.1$	$F_{(21,134)}=0.98, p<0.5$
Long. cáliz	$F_{(7,134)}=63.0, p<0.001$	$F_{(3,134)}=1.19, p=0.3$	$F_{(21,134)}=2.45, p<0.01$
Volum néctar	$F_{(7,134)}=86.8, p<0.001$	$F_{(3,134)}=16.8, p<0.001$	$F_{(21,134)}=4.0, p<0.001$
Concen. néctar	$F_{(7,134)}=109.4, p<0.001$	$F_{(3,134)}=2.8, p=0.04$	$F_{(21,134)}=2.2, p=0.002$



**Fig 1.** Volumen del néctar en flores de *C. farinosum* de acuerdo a cuatro categorías de distancia en el eje de la inflorescencia (B: basal, MB: mediabasal, MA: media apical y A: apical). Letras iguales indican volumen de néctar similares.



**Fig 1.** Concentración de néctar en flores de *C. farinosum* de acuerdo a cuatro categorías de distancia en el eje de la inflorescencia (B: basal, MB: mediabasal, MA: media apical y A: apical). Letras iguales indican concentración de néctar similares.

**Cuadro 4.** Promedio y error estándar por categoría de ubicación de los caracteres florales de *C. farinosum*

Ubicación	Longitud ovario	Diámetro ovario	Longitud estilo	Longitud cáliz	Volumen néctar	Concentrac. néctar	N
Central	2.5±0.03	0.8±0.008	27.9±0.1	8.7±0.06	13.8±0.3	16.5±0.1	80
Marginal	2.5±0.03	0.8±0.008	27.9±0.1	8.6±0.05	13.1±0.3	16.1±0.1	86

**Cuadro 5.** Resultados de los análisis (ANDEVA factorial) para los caracteres florales entre inflorescencias entre ubicación (marginal y central) sobre el eje de la misma.

Carácter floral	Inflorescencia	Ubicación	Interacción
Long. ovario	$F_{(7,150)}=11.7, p<0.001$	$F_{(1,150)}=0.3, p=0.6$	$F_{(7,150)}=0.9, p=0.5$
Diám. ovario	$F_{(7,150)}=17.8, p<0.001$	$F_{(1,150)}=0.9, p=0.3$	$F_{(7,150)}=0.9, p=0.5$
Long. estilo	$F_{(7,150)}=60.3, p<0.001$	$F_{(1,150)}=13.1, p=0.009$	$F_{(7,150)}=1.44, p=0.9$
Long. cáliz	$F_{(7,150)}=52.0, p<0.001$	$F_{(1,150)}=3.1, p=0.08$	$F_{(7,150)}=0.3, p=0.9$
Volum. néctar	$F_{(7,150)}=50.2, p<0.001$	$F_{(1,150)}=2.0, p=0.1$	$F_{(7,150)}=1.1, p=0.3$
Concen. néctar	$F_{(7,150)}=93.5, p<0.001$	$F_{(1,150)}=5.1, p=0.02$	$F_{(7,150)}=1.3, p=0.2$

## EFECTO DE LA ESTRUCTURA DE BOSQUES PERENNES Y CADUCIFOLIOS SOBRE LA ARQUITECTURA DEL BEJUCO *Bauhinia glabra* Jacq.

Horacio Ballina

**Resumen.** Analicé la arquitectura del bejuco *Bauhinia glabra* en bosques perennes y caducifolios. *B. glabra* posee una arquitectura más vertical en bosques perennes que en caducifolios. La mayor abundancia de árboles y arbustos como posibles sostenes en los bosques perennes no determinó este patrón. Posiblemente la estructura de los árboles y arbustos y la distancia del tallo del bejuco al sostén más cercano, más que la abundancia de sostenes en ambos bosques determinan la estructura de esta liana.

**Palabras clave:** Arquitectura, *Bauhinia glabra*, bosque perenne, bosque caducifolio

### Introducción

Las lianas son plantas trepadoras, las cuales son un componente importante de la estructura de los bosques tropicales. Sin embargo, su estudio aún se encuentra pobremente desarrollado. Aunque en la actualidad el interés por estas ha aumentado, este se ha centrado básicamente en estudios de su dinámica en la apertura de claros y/o en su papel en el secuestro de CO<sub>2</sub> en los bosques tropicales (Schnitzer y Bongers 2002). Las lianas (llamadas bejucos cuando tienen un tallo leñoso) poseen tallos largos y flexibles, y pierden la capacidad de sostenerse por sí mismas en posición vertical después de alcanzar cierta talla. Como consecuencia, los bejucos dependen del apoyo físico de los árboles para su crecimiento vertical, alcanzar el dosel del bosque y con esto la disponibilidad de luz (Pérez 1997). Se piensa que las lianas son demandantes de luz por el crecimiento rápido que les caracteriza (DeWalt et al. 2000). Debido a la necesidad de estructuras de sostén en las lianas, muchas veces su arquitectura depende de las características de los bosques, como la abundancia, altura de sus árboles y/o arbustos. Los bosques perennes son muy característicos por poseer especies vegetales que alcanzan alturas considerables y en consecuencia reducir la cantidad de luz en el sotobosque. En contraste, los bosques caducifolios presentan especies vegetales de alturas menores que en el perenne, que pierden sus hojas. Esto permite el paso de una gran parte de luz al sotobosque. Estas características pueden afectar el crecimiento y la arquitectura de las lianas, debido a su necesidad de soporte para alcanzar el dosel y a la variación en la disponibilidad de luz.

El bejuco *Bauhinia glabra* (Fabaceae), conocido como escalera de mono, es una planta muy abundante en el Parque Nacional Palo Verde. Este bejuco es encontrado tanto en bosque perenne como en caducifolio. Si la arquitectura de *B. glabra* depende de esas características estructurales de cada bosque (abundancia de sostén disponibles y disponibilidad de luz) esperaríamos que este bejuco posea una arquitectura más vertical en bosques perennes que en caducifolios, debido a que la altura de los posibles árboles sostén es mayor y la disponibilidad de luz en el sotobosque menor en el bosque perenne. También esperaríamos que la abundancia de árboles y arbustos de sostén sea mayor en bosques caducifolios que en perennes.

### Métodos

Este estudio lo realicé en el Parque Nacional Palo Verde situado en la Provincia de Guanacaste, Costa Rica. Seleccioné dos tipos de bosque, perenne y caducifolio. En



ambos realicé un muestreo de 30 individuos *B. glabra*. En cada bejuco, medí la distancia entre el sitio de enraizamiento y el primer sostén, el ángulo entre el suelo (medida de arquitectura: vertical u horizontal) y la sección del bejuco hacia el sostén, circunferencia del tallo, promedio de distancia de cinco entre nudos y la abundancia de individuos mayores a 10 cm de circunferencia en un radio de 5 metros a partir del sitio de enraizamiento del bejuco. Calculé la altura desde el suelo hasta el primer sostén. Utilicé análisis de t-student para variables independientes para evaluar las diferencias en los ángulos de los bejucos, abundancia de árboles y arbustos como sostén, distancia de nudos y distancia entre tallo-sostén entre el bosque perenne y caducifolio.

## Resultados

La arquitectura de los bejucos en el bosque perenne fue más vertical que en el caducifolio (Tabla 1). El bosque perenne presentó mayor abundancia de árboles y arbustos mayores a 10 cm de circunferencia que el caducifolio. Por otra parte, la distancia entre nudos en los bejucos fue mayor en bosque caducifolio que en perenne.

**Tabla 1.** Ángulo, altura, circunferencia de tallo, distancia entre nudos y abundancia de sostén en *B. glabra* en bosque perenne y caducifolio (medias y errores estándar, valores de t y  $p < 0.05$ ).

	Bosque			
	Perenne	Caducifolio	t	p
	X ± S.E	X ± S.E.		
<b>Angulo</b>	60.8 ± 2.3	48.4 ± 2.7	3.45	0.001
<b>Altura</b>	6 ± 0.96	4.7. ± 0.45	1.227	0.224
<b>Circunferencia tallo</b>	13.2 ± 1.06	11.7 ± 0.68	1.228	0.224
<b>Abundancia sostén</b>	15.4 ± 0.7	6.7 ± 0.6	9.27	0.001
<b>Distancia nudos</b>	11.6 ± 0.3	12.5 ± 0.25	2.26	0.027
<b>Distancia tallo-sostén</b>	2.9 ± 0.35	4.16 ± 0.5	2	0.045

La altura del suelo hasta el primer sostén de los bejucos y la circunferencia de sus tallos fue similar en bosque perenne y caducifolio. Además, la distancia bejuco – sostén fue menor en bosque perenne que en caducifolio.

## Discusión

La arquitectura, definida como la verticalidad u horizontalidad de los bejucos fue más vertical en el bosque perenne que en el caducifolio. Esto no se debió a la ausencia de sostenes, ya que este tipo de bosque fue más denso. Por el contrario, la distancia entre nudos de los bejucos fue mayor en el bosque caducifolio que en el perenne. La arquitectura más vertical de los bejucos en el bosque perenne puede explicarse por la necesidad de alcanzar el dosel del bosque debido a la menor disponibilidad de luz en el sotobosque, particularmente en la época lluviosa. Por tanto, para alcanzar más rápidamente el dosel los bejucos necesitan de soportes físicos encontrados principalmente en las ramificaciones de la copa de los árboles, los cuales se encuentran a gran altura. Caso contrario en los bosques caducifolios en los cuales, aunque presentan menor abundancia de árboles y arbustos como soportes físicos, estos poseen una altura menor y por tanto una menor dificultad para alcanzarlos. Adicionalmente, la estructura de las copas de los árboles que componen este tipo de bosque es más ramificada, lo que resulta en una mayor oportunidad de anclaje. Asimismo, la distancia entre el tallo del bejuco y el sostén fue menor en el bosque perenne que en el caducifolio, lo cual se traduciría en una mayor verticalidad en estos bejucos.

Por otra parte, la menor distancia entre los nudos de los bejucos encontrados en el bosque perenne puede representar ciertas adaptaciones plásticas de *B. glabra*. Esto podría deberse a que el ascenso al dosel en este hábitat, puede representar una mayor inversión del bejuco para engrosar, que para elongar sus tallos, debido a la necesidad de alcanzar un soporte para anclar.

La arquitectura de *B. glabra* en bosques perennes y caducifolios, está determinada tanto por la estructura de los árboles y arbustos que sirven como posibles sostenes, como por su cercanía (determinada indirectamente por su abundancia). Al tener sostenes potencialmente más cercanos y teniendo copas más altas, la inclinación de los bejucos se torna más vertical. Asimismo, la luz tiene un papel fundamental en esta arquitectura, ya que es el factor que inicia estos procesos ecológicos.

## Referencias

DeWalt, S.J., Schnitzer, S.A. and J.S. Denslow. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19

Pérez, S.D. 1997. Efecto del corte de bejucos sobre la estructura de un Bosque Boliviano: recomendaciones y evaluación de una practica silvicultural. Simposio Internacional: Posibilidades de Manejo Forestal Sostenible en América Tropical. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, 15-20 de Julio de 1997. p. 1-5

Schnitzer, S. A. and F. Bongers. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in ecology and evolution* 17: 223-230

## UNA MORDIDA...UNA SEÑAL: *CTENOSAURA SIMILIS* (IGUANIDAE) Y LA DETECCIÓN DE COLORES.

Mariana Chapis Pueta

**Resumen.** Evalué la familiarización con el color del alimento disponible para *Ctenosaura similis*, esperando que muerdan más frecuentemente moldes de plastilina del mismo color de las flores que están disponibles en ese lugar. Identifiqué plantas con flores amarillas, rojas y lilas. Hice moldes circulares de estos mismos tres colores y los coloqué alrededor de cada planta. Encontré un total de 29 moldes mordidos (31%). *C. similis* no mordió más frecuentemente los moldes del color correspondiente a las flores de cada lugar. Por otro lado, encontré que *C. similis* mordió más moldes rojos y amarillos que lilas. *Ctenosaura similis* selecciona el color rojo y el amarillo pero no asocia estos colores con el hábitat inmediato donde están mas disponibles

**Palabras clave:** *Ctenosaura similis*, forrajeo, imagen de búsqueda.

### Introducción

Incito al lector a seguir leyendo mi trabajo, es realmente imperdible. Un aspecto importante en la recolección de alimento es la concentración del esfuerzo de búsqueda sobre cosas que puedan ser comestibles. Muchos animales utilizan imágenes de búsqueda cuando forrajean. Estas pueden ser muy específicas cuando tienen una imagen mental del alimento, o más general cuando el animal aprende que un hábitat es donde algún tipo de alimento es más probable de ser encontrado (Griffin 1984). Los lagartos herbívoros, durante el forrajeo, utilizan principalmente señales olfatorias, ya que consumen flores y frutos que son fácilmente detectable por medio del olfato. En algunos casos, las señales visuales también son utilizadas (Janzen y Brodie III 1995).

*Ctenosaura similis* (Garrobo) es uno de los pocos saurios principalmente herbívoro durante la vida adulta. *C. similis* es una iguana de gran tamaño que habita bosques secos, el macho es territorial y puede vivir en grupos con hembras y subadultos en un área de acción chica (22m) (Fitch y Hackforth 1991; Henderson y Fitch 1979). Son de hábitos diurnos, suelen forrajear solos, y durante la estación seca pueden desplazarse hasta 100 m en busca de alimento. Janzen y Brodie III (1995) reportaron que esta iguana utiliza señales visuales durante la búsqueda de alimento.

Teniendo en cuenta la disponibilidad de flores de distintos colores en donde habita *C. similis*, suponiendo que se alimenta de estas flores y que podría estar generando imágenes de búsqueda a través de el sentido de la vista, yo quise poner a prueba si existe familiarización con el color del alimento disponible para *Ctenosaura similis*. Esto es, usando moldes de plastilina, yo espero que el garrobo muerda más frecuentemente los moldes del mismo color de las flores que se encuentran en el área inmediata, que moldes de colores de flores que no están en ese sitio.

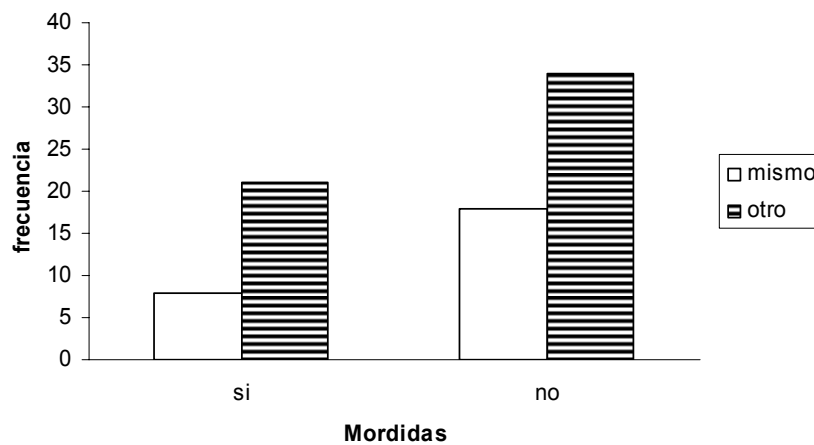
### Métodos

Realicé el estudio en un área de 3,5 km en el Parque Nacional Palo Verde durante tres días. Identifiqué un total de 26 plantas; 10 de *Cochlospermum vitifolium* que posee flores amarillas, 9 de *Jacquinia nervosa* que tiene flores rojas y 7 de *Ruellia inundata* que tiene flores lilas. Con plastilina hice moldes circulares de estos tres colores y coloqué alrededor de cada planta (3 m a la redonda) 1 molde de cada color,

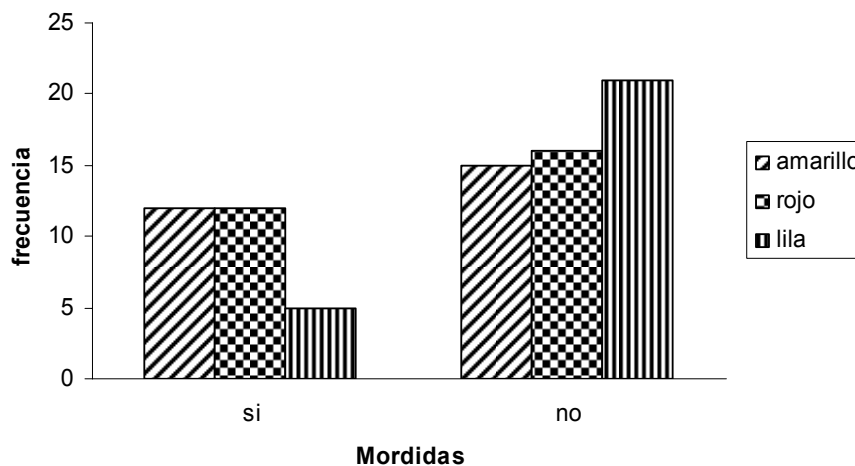
separados de forma tal que la probabilidad de encuentro de cada uno de ellos fuera similar. Controlé que en los sitios donde encontraba una de estas plantas, no hubiera flores en el suelo de otra de ellas. Por la tarde revisé cada molde, contabilicé si tenía mordeduras por garrobo (reconocible por la marca de los dientes) y reemplacé los que presentaban mordidas. Los datos fueron analizados con Test Chi cuadrado.

## Resultados

Encontré un total de 29 moldes de plastilina mordidos de un total de 93. *C. similis* no mordió más frecuentemente los moldes del color correspondiente a las flores de ese lugar ( $X^2= 0.42$ ,  $p= 0.51$ , Fig. 1). Sin tener en cuenta la planta, encontré una tendencia de los garrobos a morder más moldes de plastilina amarillos y rojos, que lilas ( $X^2=4,6$   $p=0.1$ , Fig. 2).



**Fig. 1.** Frecuencias observadas de mordidas teniendo en cuenta si esa mordida era sobre el color similar a las flores de ese lugar (mismo) o era alguno de los otros dos colores.



**Fig. 2.** Frecuencias observadas de mordidas en los moldes de los distintos colores.

## Discusión

*C. similis* no utiliza más frecuentemente el color de las flores de las que se esta alimentando. Mis resultados sugieren que esta iguana muerde sobre los distintos colores sin necesariamente asociarlos con las flores disponibles en su entorno inmediato. Por otro lado, encontré que *C. similis* mordió más moldes rojos y amarillos, que lilas. Esto puede deberse a que las flores amarillas y rojas son las más abundantes en el bosque. Las flores lilas son abundantes, pero dentro de parches ubicados sobre el costado del camino y se ha reportado que *C. similis* es un buscador activo y no suele concentrarse en un solo lugar aunque la comida sea muy abundante (Canto Aguilar 2001).

El garrobo puede estar asociando estos colores con las flores que encuentra con más frecuencia en el bosque, pero no con la planta y el lugar donde están. También es posible que muerda sobre estos moldes solo porque es una novedad en el ambiente, sin embargo, si esto fuera así, yo esperarí que todos los moldes hubieran sido mordidos en similar proporción.

En conclusión, *Ctenosaura similis* no está asociando el color del alimento con el lugar donde este es más disponible. Por otro lado está seleccionando más los colores amarillo y rojo que lila, lo que podría explicarse por una asociación con los colores de las flores mas abundantes que pueden encontrar en el bosque en esta estación del año.

**Agradecimientos.** A Vivian Páez por su asesoramiento, a Cala y a todos los profes y compañeritos de curso. Y especialmente al par de imponentes coordinadores.

## Referencias

Canto Aguilar M. A. 2001. Me gusta facil: efecto de la accesibilidad del alimento sobre el forrajeo de Garrobos (*Ctenosaura similis*: Iguanidae). En: Farji-Brener, A. y G. Barrantes (Eds.) Ecología Tropical y conservación 2001-2. Univ. Nac. De Costa Rica y OET.

Fitch H. S. y J. Hackforth. 1991. *Ctenosaura similis* (Garrobo). En: Janzen y col. (Eds.) Historia Natural de Costa Rica. Universidad de Costa Rica. Pp 399.

Griffin D. R. 1984. Animal Thinking. Harvard Univ. Press, England.

Henderson R. W. y H. S. Fitch 1979. Notes on the Behavior and wecology of *Ctenosaura similis* (Reptilia, Iguanidae) at Belize City, Belize. Brenesia, 16: 69-80.

Janzen F. J. y E. D. Brodie III. 1995. Visually-oriented Foraging in a Natural Population of Herbivorous Lizards (*Ctenosaura similis*). Journal of Herpetology, 29:132- 136.

## **CORRE QUE TE PILLO: DISTANCIA DE HUÍDA EN GARROBOS (*CTENOSAURA SIMILIS* GRAY) (REPTILIA: IGUANIDAE)**

Víctor Arroyo-Rodríguez, su servidor

**Resumen.** Evalué si la distancia de huída (DDH) de garrobos (*Ctenosaura similis*) está influenciada por la hora del día (i.e., temperatura ambiental), la cercanía a los edificios (i.e., habituación a los humanos) y las distintas clases sexo-edad de los individuos. En el Parque Nacional Palo Verde hice 141 observaciones de garrobos y registré la DDH, el comportamiento de huída (lenta, rápida o refugio en madriguera), la clase sexo-edad (macho, hembra o subadulto), el sitio de observación (cerca o lejos de edificios) y la hora del día. La DDH no mostró ninguna tendencia con respecto a la hora del día, pero fue mayor en garrobos alejados de los edificios, especialmente en hembras. Cerca de los edificios los garrobos se alejaron más despacio, con una proporción alta de hembras refugiándose en madrigueras. Lejos de los edificios registré una mayor proporción de garrobos alejándose de forma rápida. En conjunto, estos resultados indican que los cambios en el comportamiento anti-depredación dependen más de una combinación de características adaptativas individuales (e.g., experiencia y clase sexo-edad), que de la limitación fisiológica estudiada (temperatura).

**Palabras clave:** *Ctenosaura similis* Gray, distancia de huída, Palo Verde, riesgo de depredación.

### **Introducción.**

El comportamiento anti-depredación está directamente relacionado con la supervivencia y el éxito reproductivo de los individuos. Puesto que huir de los depredadores tiene un elevado costo energético, las presas tendrán que decidir cuál es la distancia crítica a partir de la cual corre un alto riesgo de ser depredado.

Debido a que son animales ectodermos, en reptiles, el comportamiento anti-depredación (e.g., DDH = “flight distance”, en inglés) está influenciado por la temperatura. Otros factores que pueden influenciar este comportamiento son la experiencia (e.g., habituación), la clase sexo-edad y el estado reproductivo de los individuos (Brodie III & Russell 1999; Diego-Rasilla 2003; Vanhooydonck & Van Damme 2003), ya que, por ejemplo, para el caso de los garrobos (*C. similis*), los machos son de mayor tamaño que las hembras y los subadultos, y corren un riesgo menor de ser depredados.

Los garrobos son saurios herbívoros de gran tamaño con un marcado dimorfismo sexual (Fitch & Henderson 1977). Forman grupos poligínicos no familiares, i.e., los machos son territoriales, y comparten su territorio con varias hembras y subadultos (Henderson & Fitch 1979). En el Parque Nacional Palo Verde existen gran cantidad de garrobos habitando cerca y lejos de los edificios de la Estación de la OTS y la Administración del Parque (Burger & Gochfeld 1991). La estación reproductiva sucede en la primera mitad de la época seca (diciembre a febrero en Palo Verde), por lo que actualmente muchas hembras se encuentran preñadas (ver detalles del ciclo reproductivo en Casas-Andreu & Valenzuela-López 1984). Evalué si la DDH está influenciada por la temperatura ambiental (i.e., hora del día), la cercanía a los edificios y las distintas clases sexo-edad de los individuos. Si bien, estudios con *Anolis* spp. (V. Páez, com. pers.) muestran que la DDH disminuye cuando la temperatura es mayor debido a que pueden huir más rápido, y por ello la distancia de acercamiento es menor.

Sin embargo, estudios con *Podarcis muralis* (Diego-Rasilla 2003), muestran que en estas lagartijas sucede lo contrario, cuanto mayor es la temperatura, los animales se muestran más activos y aumentan la DDH. Por ello, yo espero que la temperatura se relacione de alguna de estas dos formas con la DDH. Por otro lado, debido a una mayor habituación, espero un menor DDH en garrobos localizados cerca de los edificios. Finalmente, puesto que los machos son territoriales y de mayor tamaño (menor riesgo de ser depredados) espero que la DDH sea menor que en hembras y subadultos (Henderson & Fitch 1979).

## Métodos.

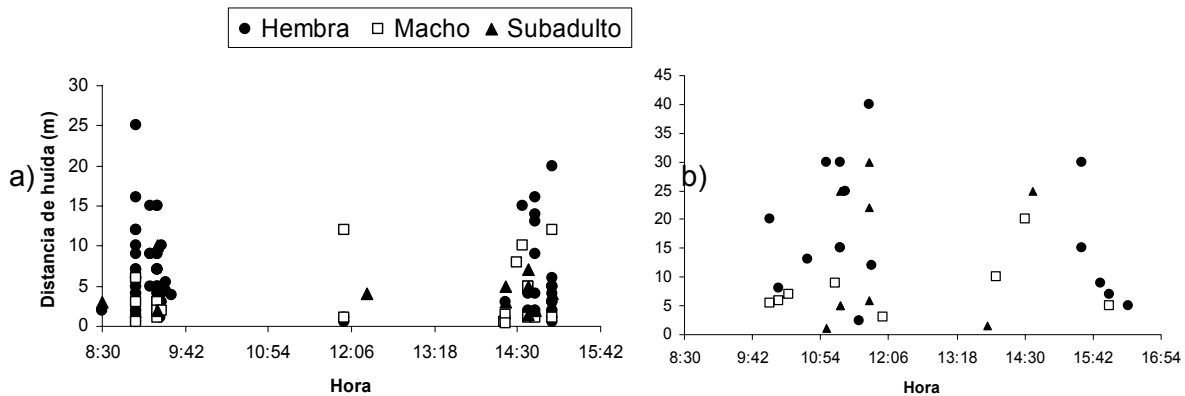
Realicé este estudio en el Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. Caminando a paso lento (8:30 a 16:30 h), localicé los garrobos en los alrededores de los edificios de la Estación de la OTS y la administración del parque, así como en varios senderos alejados de estos edificios. Una vez localizados, me aproximé lentamente (aprox. 40 m/min) y registré la DDH con una cinta métrica, el comportamiento de huída (lenta = caminando, rápida = corriendo, o refugio en madriguera), la hora del día, la clase sexo-edad (macho, hembra o subadulto) y el sitio de observación (cerca o lejos de edificios). Para clasificar los individuos por sexo y edad me basé en las características descritas por Fitch y Henderson (1977). Para evitar diferencias en la capacidad de percepción de los garrobos utilicé siempre el mismo color de ropa de trabajo. Pese a que los animales cerca de los edificios fueron visitados en días consecutivos, para evitar una posible dependencia de los datos, realicé los muestreos alternando las horas y cambiando el orden de visita de cada animal.

Para analizar el efecto de la temperatura sobre el comportamiento anti-depredación realicé un análisis exploratorio de la variación de la DDH en función de la hora del día. Para analizar el efecto del sitio y la clase sexo-edad sobre la distancia de huída realicé un ANOVA de dos vías con los datos de distancia transformados a logaritmo. Utilicé pruebas de independencia (Chi-cuadrado) para determinar si la DDH era independiente de las estrategias de escape, los sitios y las clases sexo-edad.

## Resultados.

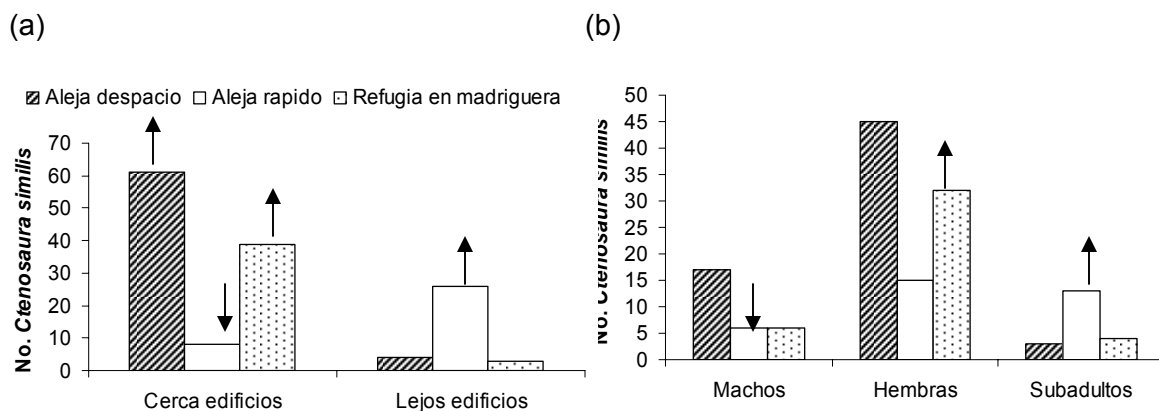
Realicé un total de 141 observaciones de garrobos, 108 (77%) cerca de los edificios de la Estación de la OTS y la administración del parque, y 33 (23%) alejados de estos edificios. Por clases sexo-edad, el 65% resultaron ser hembras, 21% machos y 14% subadultos.

La DDH no mostró ninguna tendencia aparente con respecto a la hora del día (Fig. 1). La DDH fue significativamente mayor en garrobos alejados de los edificios que en los garrobos próximos a los edificios ( $F_{1,135} = 24.8, p < 0.0001$ ). Esta distancia también fue significativamente diferente entre clases sexo-edad ( $F_{2,135} = 4.2, p = 0.02$ ), siendo mayores las DDH para las hembras que para machos. La DDH en subadultos no fue diferente que la de hembras y machos (Prueba de Tukey,  $p > 0.05$ ). Sin embargo, no encontré interacción entre el sitio y la clase sexo-edad ( $F_{2,135} = 0.44, p = 0.64$ ).



**Fig. 1.** Distancia de huida de garrobos (*Ctenosaura similis*) en función de la clase sexo-edad y la hora del día. Los garrobos fueron muestreados cerca (a) y lejos (b) de los edificios de la Estación de la OTS y la administración del Parque Nacional Palo Verde.

El tipo de estrategia de escape dependió del sitio ( $X^2 = 70.4$ , g.l. = 2,  $p < 0.001$ ), y de la clase sexo-edad de los garrobos ( $X^2 = 23.9$ , g.l. = 4,  $p < 0.001$ ) (Fig. 3). Cerca de los edificios el número de garrobos alejándose despacio fue mayor al esperado, siendo menor el número de garrobos que se alejaron de forma rápida, y mayor el de garrobos refugiándose en madrigueras. Por el contrario, lejos de los edificios registré proporcionalmente mayor cantidad de garrobos alejándose de forma rápida que lenta (Fig. 3a). Por clases sexo-edad, el número de garrobos subadultos alejándose rápido fue mayor al esperado. Por el contrario, el número de registros alejándose rápido fue menor al esperado en hembras (Fig. 3b). El 21% de los machos se alejaron despacio, y después de caminar unos metros, se detuvieron para amenazarme con movimientos de cabeza.



**Fig. 3.** Estrategias de escape desplegadas por los garrobos con base en la cercanía a edificios (a) y las clases sexo-edad de los individuos de estudio (b). Las flechas indican las observaciones mayores (↑) y menores (↓), respectivamente, a las esperadas.



## Discusión.

En contra de lo esperado, la temperatura no parece ser un factor que modifique significativamente el comportamiento anti-depredación. Si bien, los estudios con *Anolis* spp. (V. Páez, com. pers.) y *Podarcis muralis* (Diego-Rasilla 2003) indican que la temperatura es un factor que modifica la respuesta anti-depredación, el gran tamaño corporal de los garrosos les provee de una alta inercia térmica, reduciendo el posible efecto de la hora del día sobre la DDH. En relación con esto, sería recomendable registrar la DDH en horas extremas donde la temperatura ambiental sea más contrastantes (i.e., primeras horas de la mañana y últimas de la tarde), ya que se sabe que para esta región, los garrosos pueden estar activos desde las 7:30 h hasta las 17:30 h (Burger & Gochfeld 1991). Por otro lado, sería necesario realizar un mayor esfuerzo de muestreo a medio día, cuando la temperatura es mayor, para tener un rango de temperaturas más marcado.

Cerca de los edificios registré menores DDH, siendo mayor la distancia para hembras que para machos y subadultos. Este resultado sugiere que los garrosos próximos a los edificios están habituados a la presencia de gente, y por esta razón pude acercarme más a ellos. Puesto que el éxito reproductivo de los machos depende de que puedan mantener territorios con buena cantidad de hembras (Henderson & Fitch 1979), cuando me acerqué a ellos se mostraron más reacios a abandonar su posición, permitiéndome acercarme a menor distancia. Además los machos se alejaron mayormente de forma lenta, y en el 21% de los casos, los machos se detuvieron a pocos metros para desplegar un comportamiento amenazante (con movimientos verticales de la cabeza). Contrario a los machos, las hembras mantuvieron DDH mayores, huyendo la mayoría de las ocasiones de forma rápida, o refugiándose en madrigueras. Las hembras no son territoriales, y puesto que actualmente muchas están preñadas, tratarán de evitar ser depredadas mostrando un comportamiento anti-depredación más preventivo (i.e., huyendo rápidamente aun cuando el depredador se encuentre a gran distancia). Finalmente, puesto que los subadultos son nómadas y de tamaño menor que los adultos, yo esperaba que la distancia de huida fuese menor que en estos. Sin embargo, quizás debido a que presentan un color más críptico que los adultos (Henderson & Fitch 1979), en muchas ocasiones observé que estos individuos se mantuvieron inmóviles, y cuando estaba muy cerca huían rápidamente. Sin embargo, es probable que muchos de estos subadultos fuesen machos, y entonces podrían estar mostrando ya un comportamiento territorial, evitando huir cuando yo me acercaba. En conjunto, nuestros resultados sugieren que los cambios en el comportamiento anti-depredación dependen de una combinación de características adaptativas individuales (e.g., experiencia y clase sexo-edad).

## Referencias.

- Brodie III, E. D., & Rossell, N. H. 1999. The consistency of individual differences in behaviour: temperature effects on antipredator behaviour in garter snakes. *Anim. Behav.* 57: 445-451.
- Burger, J., & Gochfeld, M. 1991. Burrow site selection by black iguana (*Ctenosaura similis*) at Palo Verde, Costa Rica. *Journal of Herpetology* 25: 430-435.

- Casas-Andreu, G., & Valenzuela-López, G. 1984. Observaciones sobre los ciclos reproductivos de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Reptilia: Iguanidae) en Chamela, Jalisco. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México 55: 253-262.
- Diego-Rasilla, F. J. 2003. Influence of predation pressure on the escape behaviour of *Podarcis muralis* lizards. Behavioural Processes 63: 1-7.
- Fitch, H. S., & Hackforth, J. 1991. *Ctenosaura similis* (Garrobo, Iguana negra, Ctenosaur). En Janzen, D. H. (ed.). Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José, pp. 399-401.
- Fitch, H. S., & Henderson R. W. 1977. Age and sex differences in the Ctenosaur (*Ctenosaura similis*). Contributions in Biology and Geology 11: 1-11.
- Henderson, R. W., & Fitch, H. S. 1979. Notes on the behavior and ecology of *Ctenosaura similis* (Reptilia, Iguanidae) at Belize City, Belize. Brenesia 16: 69-80.

## Nota corta

### PREFERIBLE ES QUE NO ME VEAN – CAMUFLAJE DE *AMEIVA UNDULATA*

Francisco Bascopé S.

**Palabras clave:** *Ameiva undulata*, camuflaje, hojarasca, lagartija.

El mimetismo o camuflaje son mecanismos de defensa contra depredadores que los organismos han adquirido a través del tiempo (Scout & Limerick 1991). Estos mecanismos pueden ser el resultado de la selección natural (mutaciones reflejadas en el color o forma de los animales), o bien ser conductas aprendidas. En animales depredadores y potenciales presas se presentan estos mecanismos. Los primeros presentan un tipo de camuflaje agresivo, en donde utilizan el color de la piel para pasar desapercibido en su entorno y poder sorprender y cazar a sus presas (felinos, camaleones). Algunas presas pueden presentar mimetismo batesiano, que se da cuando una posible presa, generalmente inofensiva, adopta el aspecto de otra especie venenosa o peligrosa para su depredador (algunas víboras, chinches y otros.); y el camuflaje protector, que es usado por animales que son incapaces de defenderse de otra manera (lagartijas, pupas y otros). Las lagartijas o chibaldas, *Ameiva undulata*, de la familia Teiidae que son de hábito terrestre, presenta un camuflaje protector, utilizando la hojarasca que se encuentra en el suelo para ocultarse de depredadores como aves, serpientes y mamíferos. Por esta razón, quise comprobar si las lagartijas (*A. undulata*) utilizan sustrato de hojarasca de color similar al de su piel para ocultarse de posibles depredadores.

Este estudio lo realicé en la Estación Biológica Palo Verde en un sitio del bosque cerca de la zona de acampar. Delimité un área en forma triangular de aproximadamente 2 m de lado con paredes de cartón, en donde realicé los experimentos. Coloqué dos sustratos (hojarasca) dentro del área delimitada para ofrecerle a las lagartijas dos opciones para escoger. Uno de los sustratos consistió en hojarasca de color amarillo (sustrato "A") que no ofrece las condiciones de camuflaje para el reptil, el otro sustrato, consistió de hojarascas secas de colores marrón, café o plomo (sustrato "B"), que ofrece buen camuflaje al animal. Una vez que capturé una lagartija la coloqué en una bolsa de tela, posteriormente la solté frente a los sustratos ubicados a distancias iguales de la lagartija; todo esto con la finalidad de que al huir escoja para esconderse uno de los dos sustratos ofrecidos en el tratamiento.

Capturé seis lagartijas en dos jornadas de trabajo de campo. Cinco de estas lagartijas se ocultaron en el sustrato "B" y la otra en el sustrato "A" ( $N = 6$ ,  $X^2 = 2.7$ ,  $p = 0.10$ ). Las lagartijas eligieron esconderse en lugares donde pueden camuflarse. Esto, sumado a su velocidad de reacción, son los mecanismos que posiblemente sean eficientes para disminuir el riesgo de depredación. Si la lagartija es selectiva para camuflarse es posible encontrar una mayor cantidad de lagartijas en sitios donde el suelo presente hojarasca de colores de tono pardo-café, generalmente debajo de árboles y arbustos, siendo menos frecuente en lugares abiertos.

## Referencia

Scout, N. J. & S. Limerick. 1991. Reptiles y anfibios. En: Janzen, D.H. (ed.) Historia natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica. Pp. 355-430

## NO ME IMPORTA COMER SOLO... COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO EN *PLATALEA AJAJA* (THRESKIORNITHIDAE) EN UN HUMEDAL DE UN BOSQUE TROPICAL SECO

Romina E. Principe

**Resumen.** Analicé algunos aspectos del comportamiento de forrajeo de *Platalea ajaja* en una laguna del Parque Nacional Palo Verde. El forrajeo de esta especie no estuvo asociado a un hábitat particular de la laguna, ni a un momento del día. Tampoco observé que el forrajeo estuviera asociado a la presencia de otros individuos de la misma especie, ni a otras aves acuáticas. Esto podría indicar que el forrajeo en esta laguna no está condicionado por una limitación en la disponibilidad de alimento en un hábitat particular; ni por la depredación, ya que no forrajean en lugares protegidos; ni por la competencia, ya el forrajeo no depende de la presencia de otras especies.

**Palabras clave:** forrajeo, humedal, *Platalea ajaja*

### Introducción

La teoría de forrajeo óptimo es un marco conceptual que permite predecir el alimento que elige un organismo, cómo su elección es afectada por el riesgo de depredación y por la competencia, y cuándo un individuo dejará de forrajear en un parche para buscar otro más beneficioso (Futuyma, 1998). De acuerdo con esta teoría, un menor tiempo de forrajeo implica mayor tiempo y energía disponible para realizar otras actividades como descansar y cortejar, las cuales pueden aumentar la adecuación biológica del organismo (Begon et al. 1986). Además plantea que los organismos forrajean minimizando costos y maximizando beneficios, sin embargo esta relación costo-beneficio puede verse afectada por la depredación y la competencia. Dada la importancia que poseen las estrategias de forrajeo sobre la supervivencia y el aumento de la adecuación de los organismos, es fundamental evaluar los patrones de comportamiento de alimentación en las especies, entender sus causas, y en última instancia, sus efectos sobre la población.

*Platalea ajaja* es un especie de hábitos gregarios, generalmente se alimenta, duerme y anida en grupos o bandadas. Frecuenta una variedad de hábitats salinos y de agua dulce con aguas abiertas y poco profundas, estáticas o de flujo muy lento. Se alimenta sumergiendo el pico dentro del agua y barriendo de lado a lado al tiempo que va removiendo el fondo con las patas para espantar pequeños peces, crustáceos e insectos, los cuales atrapa con un golpe del pico al sentirlos (Stiles & Skutch, 1995). En este estudio analizo algunos aspectos del comportamiento de forrajeo de *P. ajaja*, entre ellos los hábitats y los momentos del día en los que se alimenta, y la existencia de asociaciones de forrajeo con otras especies.

### Métodos

Realicé el estudio en una laguna del Parque Nacional Palo Verde. Seleccioné 4 sitios de avistaje sobre la laguna y realicé observaciones de individuos de *P. ajaja* por la mañana (entre 7 y 9 h), al mediodía (entre 10:30 y 12:30 h) y al atardecer (entre las 16 y las 18 h), durante tres días. Caractericé el hábitat en el que se encontraba cada individuo especificando el lugar de la laguna en el que se encontraba (centro, orilla y fuera de la laguna) y la vegetación predominante.

Considerando un individuo focal, registré el desplazamiento, número de barridos y tiempo de forrajeo durante 5 minutos en cada observación para utilizarlos como indicadores de calidad del hábitat en relación al recurso alimentario, ya que un mayor tiempo de forrajeo y un mayor desplazamiento indicarían que el recurso no es muy abundante. También registré si cada individuo estaba forrajeando con otros organismos de la misma especie, con otras especies o solo.

Realicé pruebas de  $X^2$  para evaluar si la decisión de forrajear depende del hábitat, del momento del día y de la presencia de otros individuos de *P. ajaja*, o de la presencia de otras especies. Utilicé además, ANOVAs de una vía para analizar diferencias en el tiempo de forrajeo y en el desplazamiento entre hábitats, entre diferentes tipos de vegetación, y entre los distintos momentos del día. También realicé ANOVAs de dos vías para analizar si las diferencias en el tiempo de forrajeo y el desplazamiento entre los distintos hábitats dependían del momento del día.

## Resultados

Registré 90 observaciones en total de individuos de *P. ajaja*, 36 de las cuales correspondieron a individuos que estaban forrajeando. La decisión de forrajear no dependió del lugar de la laguna en donde estaban ( $X^2 = 0.66$ ,  $p = 0.42$ ), ni de la vegetación ( $X^2 = 1.2$ ,  $p = 0.12$ ). El tiempo promedio de forrajeo y el desplazamiento fueron similares en los diferentes lugares de la laguna ( $F = 1.85$ ,  $p = 0.18$ ), y entre los distintos tipos de vegetación ( $F = 1.34$ ,  $p = 0.25$ ).

La decisión de forrajear no dependió del momento del día ( $X^2 = 1.69$ ,  $p = 0.19$ ). Sin embargo, el tiempo de forrajeo y el desplazamiento en un lugar determinado de la laguna dependieron del momento del día (Fig. 1). Registré que *P. ajaja* invierte más tiempo forrajeando en el centro de la laguna al mediodía, mientras que por la tarde invierte más tiempo en las orillas ( $F = 11.13$ ,  $p < 0.00001$ ). Asimismo, encontré un mayor desplazamiento en el centro de la laguna durante el mediodía ( $F = 3.72$ ,  $p = 0.007$ ).

Registré 5 especies presentes con *P. ajaja*: *Egretta thula*, *Ardea alba*, *Mycteria americana*, *Eudocimus albus* y *Aramus guarana*. Sin embargo, el acto de forrajear no dependió de la presencia de ninguna de estas especies ( $X^2 = 0.38$ ,  $p = 0.67$ ), ni de la presencia de individuos de la misma especie ( $X^2 = 1.44$ ,  $p = 0.23$ ).

## Discusión

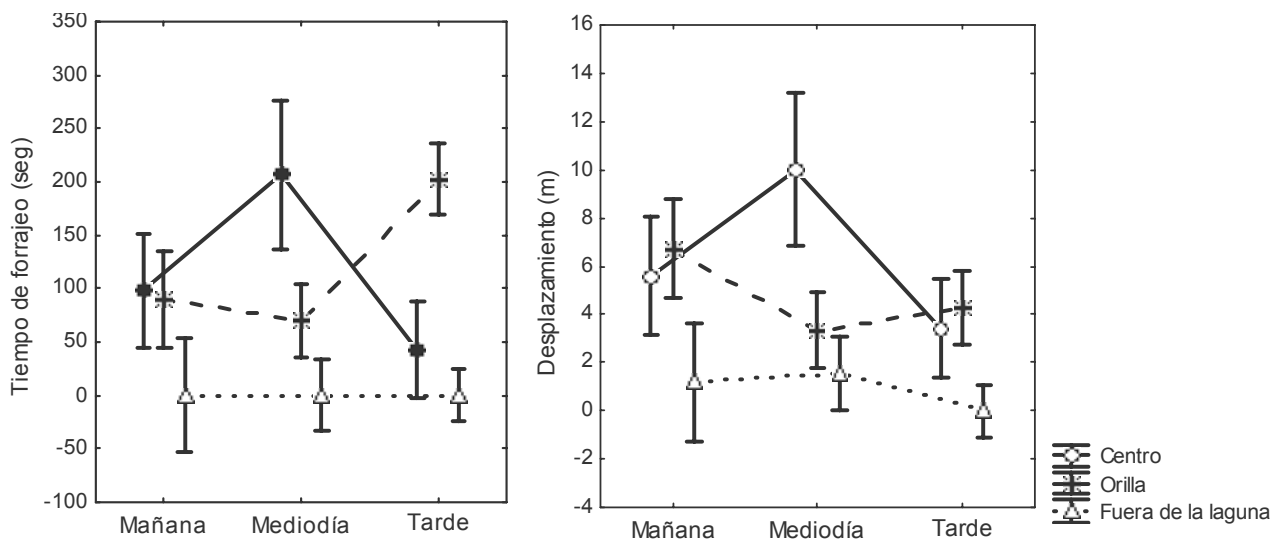
El forrajeo de *P. ajaja* no dependió de un lugar específico de la laguna, ni del tipo de vegetación. Esto significaría que todos los lugares en la laguna, asociados con distintos tipos de vegetación, poseen una cantidad de alimento relativamente similar. Aunque no registré que *P. ajaja* forrajee preferencialmente en un momento del día, observé que forrajean más tiempo en el centro de la laguna al mediodía, mientras que a la tarde forrajean más en las orillas. Esto puede estar relacionado con ciclos diarios de variación en la abundancia de las presas de las que se alimenta esta especie. El hecho de que *P. ajaja* deba invertir más tiempo forrajeando significaría que la abundancia de presas ha disminuido. Se ha comprobado que existen ciclos de migración vertical en los invertebrados que habitan cuerpos de agua lénticos (Corigliano 1994). Estos ciclos se originan por varias causas, y en este caso, los invertebrados y los peces podrían estar migrando desde el centro de la laguna a otros sitios al mediodía para evitar la excesiva radiación solar, disminuyendo su densidad en el centro de la laguna. Durante el atardecer, la radiación disminuye y es un momento adecuado para la movilización de los invertebrados que se encuentran en las orillas, ya que no quedan expuestos a

depredadores visuales. Este movimiento durante el atardecer, desde las orillas a otros sitios en la laguna, podría estar disminuyendo la abundancia de presas en este sector de la laguna y, en consecuencia, estimular a que *P. ajaja* invierta más tiempo en el forrajeo cuando está en las orillas de la laguna.

El hecho de no registrar sitios de forrajeo preferenciales, podría indicar que el alimento se distribuye de manera relativamente uniforme en la laguna, sin embargo se podría inferir que existe una disponibilidad limitada de alimento en ciertos sitios en momentos determinados del día, lo que traería aparejado un mayor costo asociado al tiempo de forrajeo de los individuos que se encuentran en estos sitios.

No registré que el forrajeo de *P. ajaja* esté asociado al de otras especies de aves acuáticas presentes en la laguna. *E. albus* fue la única especie que observé comiendo al mismo tiempo que *P. ajaja*, sin embargo no encontré que el forrajeo de esta última dependiera de la presencia de *E. albus*. Aparentemente, el forrajeo de *P. ajaja* tampoco depende de la presencia de otros individuos de la misma especie, lo que indicaría que para estas aves es lo mismo forrajear solas o en bandadas. Sin embargo, no observé juveniles comiendo solos; sólo forrajearon en grupos con adultos. Esto indicaría que los grupos de forrajeo intraespecíficos son importantes para el forrajeo de las crías.

El hecho de que *P. ajaja* no forrajea preferencialmente en un hábitat ni en un momento del día, podría indicar que el forrajeo en esta laguna no está condicionado por la depredación, ya que no busca sitios protegidos o momentos del día específicos. Además, el forrajeo no parece estar afectado por la presencia de otras aves, lo que permitiría inferir que la competencia no es un proceso importante para el forrajeo de *P. ajaja*. Aparentemente, esta competencia reducida y el bajo riesgo de depredación son costos bajos asociados a la estrategia de alimentación de estas aves, los cuales permiten maximizar los beneficios del forrajeo si el alimento es abundante. El tiempo que un organismo dedica a forrajear es importante, ya que si puede alimentarse satisfactoriamente en menos tiempo, dispondrá de más tiempo y energía para reproducirse (Begon et al. 1986). La aparente disminución de los costos de forrajeo asociados a la competencia y al riesgo de depredación, maximizaría los beneficios del forrajeo de *P. ajaja*, y le permitiría invertir una mayor cantidad de tiempo a otras tareas como reproducción y cuidado de crías.



**Fig. 1.** Variación diaria en el tiempo promedio de forrajeo y en el desplazamiento de *P. ajaja* en los distintos lugares de la laguna.

**Referencias**

- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1986. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts.
- Corigliano, M. C. 1994. El efecto de los embalses sobre la fauna planctónica y bentónica de río Ctalamochita. Revista Universidad Nacional de Río Cuarto 14: 23-38.
- Futuyma, D. J. 1998. Evolutionary Biology. Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts.
- Stiles, F. G. & A. F. Skutch. 1995. Guía de Aves de Costa Rica. INBio.

## CUIDADO PARENTAL O FORRAJEO ¿UN CONFLICTO PARA *Jacana spinosa* (Familia: Jacanidae) ?

Mariana Munguía Carrara

**Resumen.** Estudié el comportamiento de cuidado parental durante el forrajeo de los adultos de *Jacana spinosa* con crías y sin crías, estimando diferentes factores potenciales tales que reflejaran la inversión en el cuidado parental. El mantenimiento de la distancia entre adulto y cría parece ser un indicador de cuidado parental, ya que adultos y crías observados presentaron un rango de distancia muy corto, entre 0.2 y 10 m. Por otro lado, el tiempo de forrajeo de los adultos de *J. spinosa* con crías y sin crías fue similar, y los vuelos de aproximación de los adultos hacia las crías fueron escasos. Mantener a los jóvenes a corta distancia parece ser la estrategia más evidente de cuidado parental durante la actividad de forrajeo los adultos.

**Palabras clave:** Cuidado parental, *Jacana spinosa*, forrajeo.

### Introducción

El cuidado parental es dado por una serie de conductas de los padres dirigidas a proteger sus crías, que incrementa la oportunidad de sobrevivencia de los mismos y decrece la probabilidad del padre de producir crías adicionales (Trivers 1972). En la gran mayoría de las especies de aves la inversión parental es mayor en las hembras que en los machos. Sin embargo, en algunos grupos los machos invierten más tiempo y esfuerzo en el cuidado de los huevos y de las crías que las hembras (35 especies de aves en 13 familias) (Jenni, 1974). Este es el caso de *J. spinosa*, especie que presenta un sistema poliándrico, en donde el cuidado parental por los machos se manifiesta de diversas formas; por ejemplo, puede manifestarse como una disminución en el tiempo invertido en el forrajeo como consecuencia de un mayor tiempo dedicado a vigilancia y cuidado de su progenie.

El efecto del cuidado parental podría expresarse durante el forrajeo y reflejarse en el tiempo destinado a esta actividad por parte de los adultos con cría y solitarios. Si existiese cuidado parental los adultos con cría podrían estar invirtiendo menos tiempo a forrajear que los solitarios. Por otro lado, la distancia adulto-cría que mantienen durante el forrajeo puede reflejar la vigilancia que el adulto tienen sobre la cría. Por lo tanto, espero que al aumentar la separación entre adulto y cría durante el forrajeo los adultos podrían presentar mayor frecuencia de vuelos de aproximación a la cría que los que destinen a vuelos para forrajear.

### Métodos

En el humedal del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica, en un transecto de 1 km identifiqué diferentes tipos de grupos de *J. spinosa* dependiendo del número de crías y número de adultos que lo conformaban. De estos obtuve 35 registros (cada registro es un evento de toma de datos de un adulto y su cría encontrada en las horas de muestreo), en 12 horas (6 por la mañana y 6 por la tarde) con un alcance de observación (usando binoculares) desde la orilla hasta 50 m dentro del humedal. De los grupos observados con más de una cría, consideré sólo una de ellas al azar como el individuo focal y el adulto que los acompañaba.

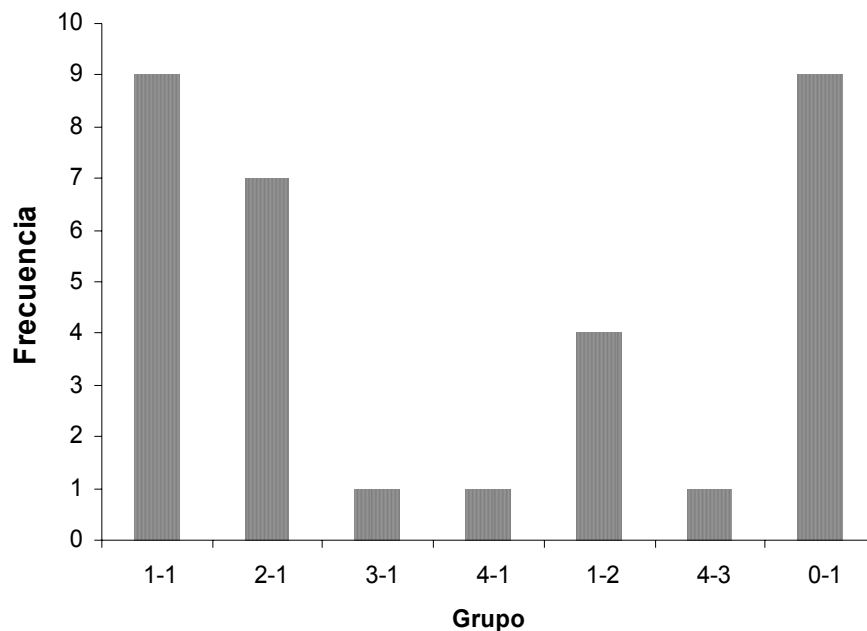


La actividad de forrajeo fue determinada por el picoteo o búsqueda de posibles presas en la vegetación de la laguna. Cualquier otra actividad se consideró como ausencia de forrajeo y se detenía el cronómetro para considerar estos lapsos como no dedicados a alimentarse. Estimé el tiempo de forrajeo de los adultos con y sin crías midiendo en cada registro de 5 minutos el tiempo que utilizaba el adulto forrajeando para finalmente comparar el tiempo de ambas categorías de macho mediante una prueba de Mann Withney.

Para estimar la distancia entre la cría y el adulto, calculé la distancia de ambos individuos cada 2 minutos, por 10 minutos continuos en cada registro y comparé los diferentes grupos observados con un ANOVA de medidas repetidas. Esto lo realicé únicamente para los grupos de adultos con cría que presentaron más de un registro (ver en Fig.1). Registré la frecuencia de vuelos cortos de acercamiento a las crías realizados al aumentar la separación entre adulto y cría durante el forrajeo, así como los vuelos destinados a forrajear, para finalmente comparar el número de eventos de estos dos tipos de vuelos que presentaron los adultos con cría.

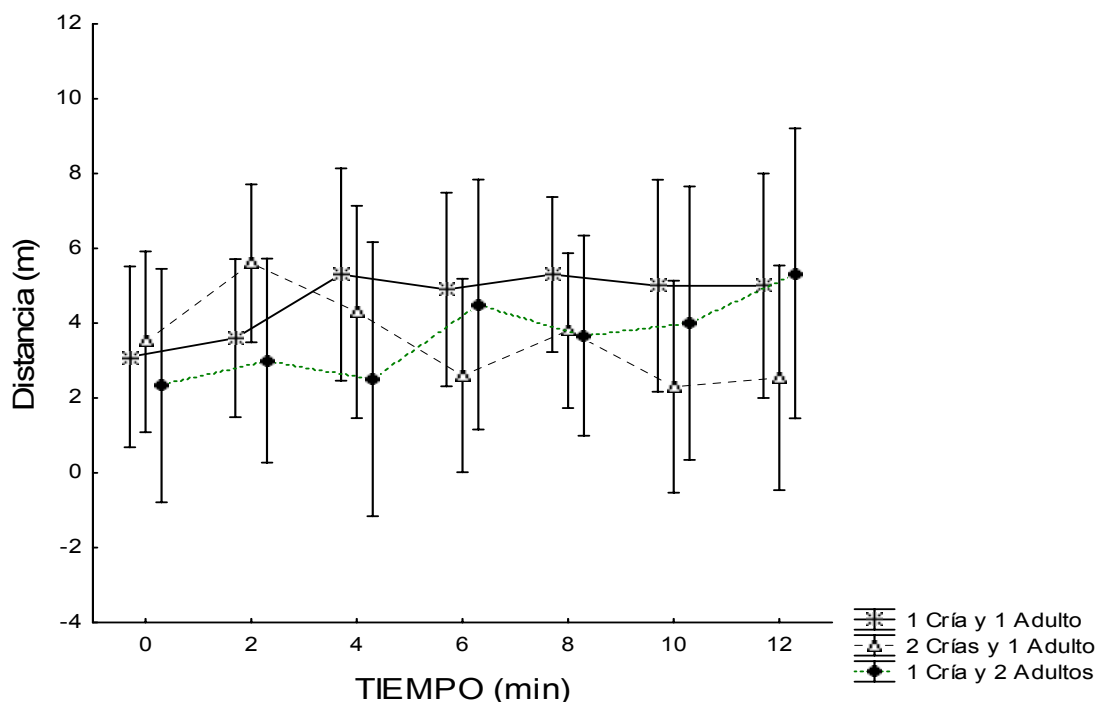
## Resultados

Encontré siete diferentes grupos designados por la cantidad de crías y adultos que presentaban incluyendo a los adultos solitarios (0-1) (Fig.1). Para los análisis, incluí solo aquellos que presentaron más de un registro. El tiempo de forrajeo no difirió entre adultos con cría y solitarios ( $U = 67.50$ ,  $N1 = 17$ ,  $N2 = 10$  sin crías,  $p = 0.38$ ).



**Fig.1.** Frecuencia de registros en los tomé datos sobre el comportamiento de cuidado parental durante el forrajeo en los diferentes grupos observados. El primer número de cada grupo es el número de cría y el segundo número es el número de adultos que forrajeaban juntos.

La distancia de forrajeo entre cría y adulto, comparada entre los grupos 1-1, 2-1 y 1-2 fue similar entre dos individuos de los diferentes grupos (Fig. 2). El rango total promedio de distancia entre individuos de todos los grupos con cría fue de  $4.05 \pm 2.8$ , con un máximo de distancia de 10 m y un mínimo de 0.2 m ( $F(12,60) = 1.38$ ,  $gl = 0.19$ ,  $p = 0.55$ ) (Ver Fig. 2).



**Fig.2.** Variación de distancias entre los adultos y las crías en el tiempo.

Obtuve pocos registros sobre el número de vuelos de aproximación a las crías y forrajeo. Solamente encontré dos grupos de asociación adulto-cría (1-1 y 2-1) que presentaron vuelos. En el grupo 1-1, observé vuelos de dos adultos dirigidos hacia la cría y ninguno dirigido hacia sitios de forrajeo. En el grupo 2-1 registré un vuelo dirigido hacia la cría y otro dirigido hacia sitios de forrajeo, además en este grupo tuve un registro, no esperado, donde una cría voló hacia el adulto. Observé además una alta frecuencia de vuelos de aproximación hacia otros adultos, tanto de adultos con crías como de adultos solitarios. Sin embargo, no consideré dichos registros.

## Discusión

Los machos de *J. spinosa* no invierten tiempo de forrajeo en el cuidado de sus crías ya que este tiempo es similar entre machos con y sin cría. Así, la actividad que realizan durante el tiempo que no forrajean podría estar destinado para protección o acicalamiento. Estas actividades no difieren con la presencia de crías. En promedio más del 90% del tiempo que medí, los adultos permanecieron forrajeando. Por lo que esta especie podría ser muy eficiente en la detección de depredadores (como *Porphyrella martinica*), aún cuando estén forrajeando.

Recientemente Emlen & Wrege (2004) han sugerido que las crías requieren de mayor cuidado parental durante época lluviosa por el aumento en abundancia de depredadores. Posiblemente en época seca dicho comportamiento podría ser poco

frecuente. Asimismo, se propone que para *J. spinosa* la depredación disminuye con la edad en las crías (Jenni y Betts 1978), por lo que el cuidado parental no sería evidente si la edad en que se encuentran actualmente las crías observadas es avanzada.

El mantenimiento de la distancia entre el padre y cría, puede ser un buen indicador que existe cuidado parental, ya que la cercanía de los adultos a las crías puede implicar la capacidad de actuar a tiempo en el momento de que se presentara algún depredador o la cría necesitara protección. Finalmente, los registros de vuelos de aproximación a la cría y forrajeo fueron muy escasos. Pero observé que existen más vuelos por defensa de territorio con otros adultos. Según Stephens (1984) los ataques dirigidos a otros machos invasores de su territorio, pueden producir una reducción sobre la densidad de huevos y sobrevivencia de crías de estos invasores, por lo que al agredirlos se podría evitar competencia a largo plazo por recursos en el mismo sitio de forrajeo entre las crías el macho invasor pudiera tener. De tal forma que el adulto agresor, al defender su territorio, puede finalmente aumentar la sobrevivencia de sus crías.

## Referencias

Elmelen, S.T. y P. H. Wrege. 2004. Division of labour in parental care behaviour of a role reversed shorebird, the wattled jacana. *Animal Behaviour*. 68: 847-855.

Trivers. R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. 136-179 p. En: *Sexual selection and the Descent of Man 1871-1971*. Ed. B. Campbell. Aldine Press, Chicago.

Jenni, D.A. 1974. Evolution of polyandry in birds. *American Zoologist*. 14:129-144.

Jenni, D.A y Betts, B.J. 1978. Sex differences y nest construction, incubation and parental behavior in the polyandrous American Jacana (*Jacana spinosa*). *Animal Behaviour*. 26: 207-218.

Stephen , M.L. 1984. Maternalcare and polyandry in the northern jacana (*Jacana spinosa*). Thesis PhD. Chicago, Illinois

## JUNTOS... ¿Y REVUELTOS?: PATRONES DE ACTIVIDAD DE DOS MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UN OJO DE AGUA DEL PARQUE NACIONAL PALO VERDE (DONDE LA BELLA Y GRACIOSA MOZA MARCHÓSE A LAVAR LA ROPA).

Karla Barquero-V.

**Resumen.** Realicé un monitoreo de la actividad de forrajeo de *Saccopteryx bilineata* y *S. leptura* (Emballonuridae) en un parche de bosque húmedo alrededor del ojo de agua del Parque Nacional Palo Verde. Obtuve grabaciones de la ecolocalización de ambas especies durante un ciclo de actividad nocturna y medí la frecuencia de máxima amplitud de las llamadas de fase de búsqueda y el intervalo de pulso entre ellas, a partir de sonogramas de las secuencias grabadas. *S. bilineata*, de mayor tamaño, emite llamados de frecuencias menores que *S. leptura* y presenta un intervalo de pulso menor entre llamadas. Diferencias en parámetros fundamentales de sus llamados de ecolocalización, como la frecuencia y el intervalo de pulso utilizado, podrían estar sesgando la eficiencia de captura de cada una de estas especies, hacia grupos distintos de presas, lo que sugiere un posible uso diferencial de los recursos disponibles en el sitio. Ambas especies presentaron un incremento significativo en su actividad de forrajeo durante las primeras horas después del atardecer y una disminución gradual conforme avanza la noche. Sin embargo, la actividad general registrada no varió entre las especies. Por lo tanto, es posible que la actividad de ambas especies esté coordinada con los periodos de mayor disponibilidad de insectos presa, lo que permitiría optimizar la relación costo-beneficio asociada al forrajeo.

**Palabras clave:** ecolocalización, forrajeo, monitoreo acústico, patrones de actividad, *Saccopteryx bilineata*, *S. leptura*.

### Introducción

Los ritmos endógenos de los animales se relacionan de varias maneras con la periodicidad de los factores bióticos de su ambiente, como la disponibilidad de alimento y la presión de competencia por recursos. Estos factores podrían afectar de manera significativa a los individuos a lo largo del tiempo, por lo que una estrategia exitosa para la supervivencia debería buscar un ajuste de la actividad de los individuos a la periodicidad de su ambiente.

Los miembros del orden Chiroptera han desarrollado gran diversidad a lo largo de su evolución en términos de hábitos alimentarios, estrategias de forrajeo y comportamiento, así como en la regulación de sus patrones de actividad (Fleming *et al* 1972, Bradbury y Vehrencamp 1976). Esta diversidad es evidente no sólo entre grupos de especies que habitan diferentes ambientes, sino incluso entre especies que cohabitan en un sitio y explotan los recursos de manera similar.

Un ejemplo de lo anterior es evidente en *Saccopteryx bilineata* y *S. leptura* (Emballonuridae), dos especies de murciélagos insectívoros aéreos que generalmente se encuentran en simpatria a lo largo de su distribución. Se ha reportado que tanto *Saccopteryx bilineata* como *S. leptura* forrajean en condiciones similares, en áreas cerradas cercanas a la vegetación, o en los espacios abiertos entre el dosel y subdosel del bosque (Kalko 1995). Estos murciélagos deben ser capaces de detectar, clasificar y localizar a sus presas al vuelo mediante su sistema de ecolocalización, y por tanto enfrentan una serie de dificultades perceptivas relacionadas con las características físicas del sitio donde cazan, el tipo de insectos que buscan y cómo los atrapan

(Schnitzler y Kalko 2001). A escala general, cada componente de los llamados brinda información distinta a estos murciélagos: la porción central de frecuencia quasi-constante (QCF) está mejor diseñada para la detección de obstáculos y presas en el espacio, mientras que las dos porciones de frecuencia modulada (FM) al inicio y final de las llamadas les permiten evaluar el ámbito y ángulo de localización exacta de los mismos (Kalko 1995). Por esta razón, la estructura general de las llamadas de ecolocalización de ambas especies está moldeada de manera similar, lo que les permite resolver dichas tareas perceptivas en el mismo ambiente e interpretar su entorno de manera efectiva. A un nivel más específico, pequeñas diferencias en características de los llamados como frecuencia e intervalo de pulso les podrían permitir aprovechar de manera distinta los diferentes componentes de su entorno.

Estas especies presentan una gran actividad en un parche de bosque húmedo en el Parque Nacional Palo Verde, donde forrajean en las mismas condiciones de hábitat y podrían estar utilizando recursos alimentarios similares que están disponibles en el sitio. Si existen diferencias en la intensidad del forrajeo entre estas especies a lo largo de la noche, éstas podrían estar relacionadas con la duración de sus periodos de actividad. De este modo, la especie con un periodo de actividad mayor tendría un forrajeo menos intenso en el tiempo, lo que propuse evaluar en este estudio.

## Métodos

Llevé a cabo el estudio en el Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste. El sitio está ubicado en un parche de vegetación siempreverde que rodea un ojo de agua. Utilicé un detector ultrasónico Pettersson D 980 (Elektronik AB, Upsala, Suecia) para obtener llamados de ecolocalización de *Saccopteryx bilineata* y *S. leptura* de 17:30 h a 23:00 h del 10 de enero y de 3:00 h a 5:00 h del 11 de enero. Realicé grabaciones continuas durante periodos de 15 min, con intervalos de 10 min entre cada uno, para un total de 3 h de monitoreo. Ajusté el detector a frecuencias entre los 40 y 55 kHz para poder escuchar las llamadas de los murciélagos en el campo y discriminarlos de otras especies presentes en el sitio. Grabé las secuencias obtenidas en un cassette a través de dos canales de amplitud modulada de una grabadora de alta velocidad (Sony Walkman WM-D6C, Japón).

Analicé las grabaciones con el programa Avisoft-SASLab Pro (Versión 4.2, Berlín, Alemania), que despliega los archivos en el monitor como sonogramas de colores, de modo que es posible identificar las especies según la frecuencia de mayor amplitud de sus llamados de fase de búsqueda. Utilicé una ventana Hanning 256 y una configuración que permitió una resolución de frecuencias de 625 Hz y una resolución temporal de 0.4 ms.

Tanto *S. bilineata* como *S. leptura* emiten llamados de ecolocalización de fase de búsqueda en pares, en los que la primera llamada (FM1) tiene una frecuencia máxima menor que la segunda (FM2). Tomé 12 secuencias (grabaciones) de cada especie y medí la frecuencia de máxima amplitud en 4 llamadas de búsqueda de 2 pares consecutivos, con lo que obtuve el valor promedio de este parámetro para cada tipo de llamada por individuo. Calculé la diferencia de tiempo (intervalo de pulso, IP) entre llamadas de un mismo par (IP1) y entre pares sucesivos (IP2). Hice un ANDEVAM con todos los parámetros de las llamadas para determinar cuáles presentaban mayores diferencias entre las especies.

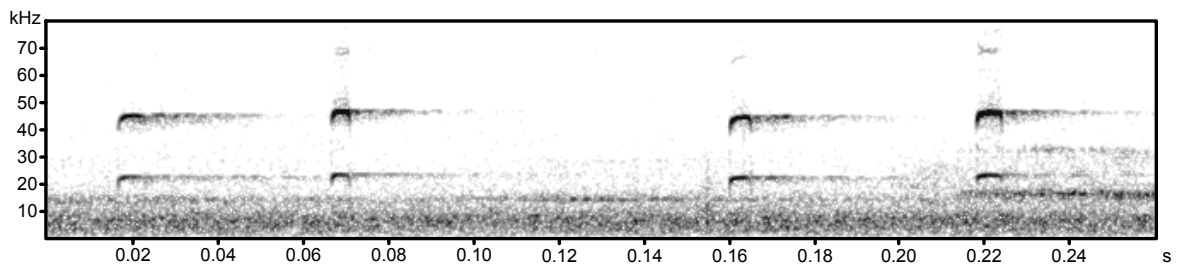
Utilicé el número de secuencias registradas por especie como una medida de la actividad de los murciélagos. Determiné la existencia de picos en la actividad de cada especie con pruebas de Kolmogorov-Smirnov de una muestra. Comparé la distribución

de actividad (ocurrencia) de las especies a lo largo del periodo de muestreo en intervalos de 30 min con una prueba de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras independientes. Obtuve el número de fases terminales detectadas para cada especie en cada intervalo y comparé sus diferencias con una prueba de t-pareada.

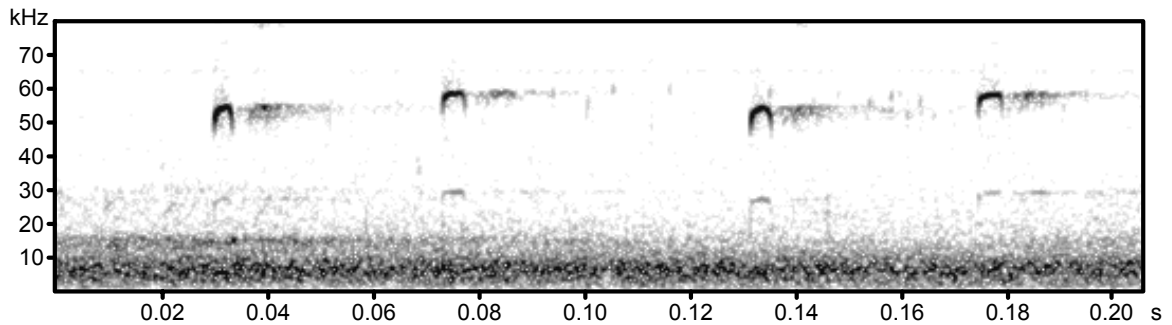
## Resultados

La frecuencia de máxima amplitud utilizada en la primera y segunda llamada de los pares es mayor en *S. bilineata* que en *S. leptura* (FM1:  $F = 1704.20$ ,  $p < 0.001$ ; FM2:  $F = 1144.65$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 1). Adicionalmente, *S. bilineata* presenta un mayor intervalo de pulso entre llamadas de un mismo par (IP1:  $F = 7.53$ ,  $p = 0.01$ ), pero el intervalo entre pares no difiere según la especie (IP2:  $F = 2.43$ ,  $p = 0.13$ ) (Cuadro 1).

A)



B)

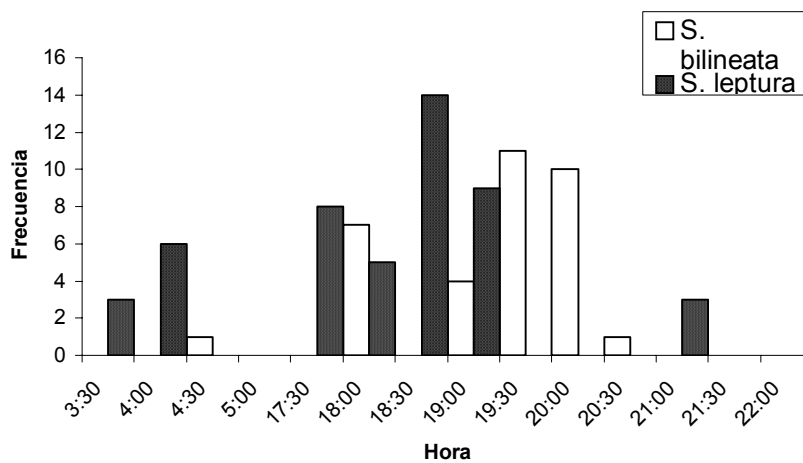


**Fig.1.** Sonogramas (frecuencia vs. tiempo) de secuencias de ecolocalización en fase de búsqueda de A) *Saccopteryx bilineata* y B) *S. leptura* (Emballonuridae). Notar las diferencias en la frecuencia de las llamadas, a pesar de la semejanza en su estructura.

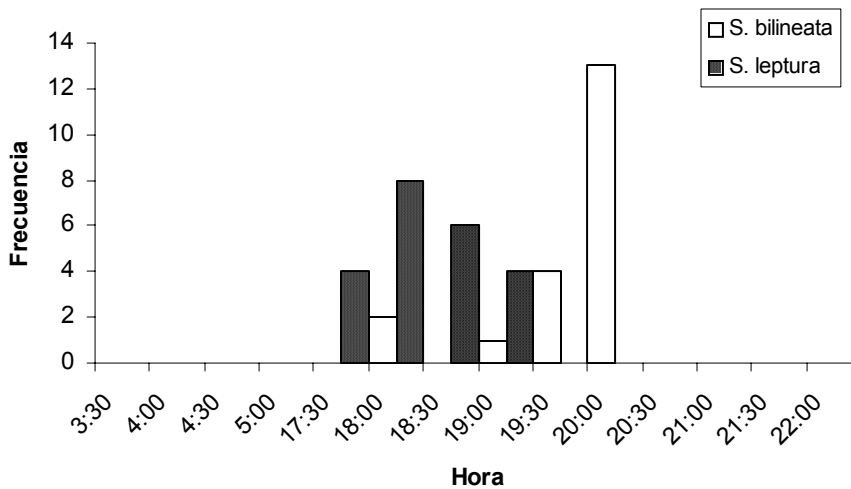
**Cuadro 1.** Parámetros de llamadas de ecolocalización en fase de búsqueda de *Saccopteryx bilineata* y *S. leptura*. Promedios  $\pm$  Desviación estándar.  $n = 12$ .

Especie	Frecuencia Máxima Amplitud (kHz)	Intervalo de pulso (ms)
<i>Saccopteryx bilineata</i>		
Primera llamada	44.1 $\pm$ 0.6	56.3 $\pm$ 10.0
Segunda llamada	45.9 $\pm$ 0.5	102.7 $\pm$ 27.8
<i>Saccopteryx leptura</i>		
Primera llamada	55.4 $\pm$ 0.8	45.2 $\pm$ 10.0
Segunda llamada	57.5 $\pm$ 1.0	84.5 $\pm$ 29.4

Las especies presentan una actividad significativamente mayor entre las 6:00 y 8:30 pm alrededor del ojo de agua (*S. bilineata*: KS = 0.57,  $p < 0.001$ ; *S. leptura*: KS = 0.5,  $p = 0.001$ ). La distribución de la actividad de las especies percibida a lo largo de la noche es similar (KS = 0.21,  $p = 0.84$ ; Fig. 2), al igual que su actividad de forrajeo ( $t = -0.11$ ,  $gl = 5$ ,  $p = 0.92$ ; Fig. 3).



**Fig. 2.** Distribución de la actividad (ocurrencia) de *Saccopteryx bilineata* y *S. leptura* a lo largo de la noche en el ojo de agua.



**Fig. 3.** Distribución de la actividad de forrajeo de *Saccopteryx bilineata* y *S. leptura* percibida a lo largo de la noche en el ojo de agua.

## Discusión

A pesar de tener una estructura básica de ecolocalización similar, las especies difieren en tres de los cuatro parámetros medidos a sus llamados, lo que sugiere que podrían estar utilizando los recursos de manera distinta. Adicionalmente, dentro de este género la frecuencia de los llamados está correlacionada con el tamaño corporal (Kalko 1995), de modo que es posible que el mayor tamaño y la menor frecuencia utilizada por *S. bilineata* le permitan la captura de presas de un mayor rango de tallas, mientras que limitarían la variedad de tamaños que *S. leptura* puede cazar de manera más eficiente (Aldridge y Rautenbach 1987). De esta forma, ambas especies podrían tener un sesgo de captura hacia grupos de insectos distintos basado en la mejor efectividad de las señales emitidas en detectar presas de diferente tamaño. De este modo, podrían estarse alimentando en conjunto sin interferir uno con el otro en condiciones limitantes del recurso insectos. No obstante, el recurso no fue cuantificado en este estudio y no se puede asumir como limitante en el sitio.

Adicionalmente, se ha sugerido que los murciélagos que exhiben las mismas estrategias de uso de hábitat y forrajeo difieren en sus patrones de actividad (Aldridge y Rautenbach 1987). A pesar de no encontrar diferencias al comparar los periodos de ocurrencia de las especies, cada una de ellas presentó una actividad mucho mayor en las primeras horas de la noche, que corresponde con los mayores periodos de forrajeo detectados (Fig. 2 y 3). Esta variación en la actividad observada dentro de las especies podría responder a fluctuaciones en la disponibilidad de alimento, dado que se ha reportado que los insectos voladores que sirven como presas potenciales para los murciélagos presentan su máxima actividad en el crepúsculo y antes del amanecer (Swift 1980). Si los murciélagos ajustan su periodo de actividad con el de sus presas podrían aumentar la probabilidad de obtener la mayor ganancia de energía posible a partir de estas, con el menor costo. En este sentido, la baja ocurrencia de murciélagos detectada durante la madrugada puede atribuirse al fuerte viento que soplaba en el sitio y probablemente restringía el vuelo no sólo a los insectos, sino también a los murciélagos, modificando además su actividad como depredadores de estos de manera indirecta.



La actividad de los murciélagos insectívoros puede presentar variaciones en respuesta a factores bióticos o físicos del entorno. Especies simpátricas pueden responder de manera similar a dichas variaciones en el tiempo y explotar recursos similares de manera diferente, según las características intrínsecas de cada especie a nivel morfológico y de la estructura de su ecolocalización.

## Referencias

- Aldridge, H.D.J.N. e I.L. Rautenbach. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology* 56: 763-778.
- Bradbury, J.W. y S.L. Vehrencamp. 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. I. Field studies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1:337-381.
- Fleming, T.H., E.T. Hooper, y D.E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: Structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53: 555-569.
- Kalko, E.K.V. 1995. Echolocation signal design, foraging habitats and guild structure in six Neotropical sheath-tailed bats (Emballonuridae). *Symp. zool. Soc. Lond.* 67: 259-273.
- Schnitzler, H-U. y E.K.V. Kalko. 2001. Echolocation by insect-eating bats. *BioScience* 51(7): 557-569.
- Swift, S.M. 1980. Activity pattern of Pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in north-east Scotland. *J. Zool.* 190: 285-295.

## **USO DE UN PEQUEÑO CUERPO DE AGUA PERMANENTE POR ALGUNOS MAMÍFEROS EN UN BOSQUE TROPICAL SECO.**

Emiliana Isasi Catalá

**Resumen.** Describí la actividad y composición de especies de mamíferos que habitan o visitan un ojo de agua presente en un bosque seco durante la temporada de sequía. Realicé observaciones directas y trampas de huellas en las que identifiqué las especies, el número de individuos, el tiempo del evento y sus actividades. Registré un total de 94 eventos en los cuales identifiqué 7 especies de mamíferos. El número de especies no varió a lo largo del día, pero si el número de eventos, siendo más visitado el parche en la mañana que al amanecer o en el crepúsculo. La búsqueda de agua fue la actividad más frecuentemente observada. La exclusión intra e interespecífica fue baja o nula. La presencia del ojo de agua puede ser fundamental en la dinámica de los mamíferos que habitan los bosques secos.

**Palabras clave:** Bosque seco, comportamiento, estacionalidad, mamíferos.

### **Introducción**

La distribución de las especies está definida en gran parte por los componentes abióticos que caracterizan los hábitats (Adler 2002). En el Neotrópico los patrones de precipitación resultan muy variables a lo largo del año, por lo que son clasificados como ecosistemas bimodales en los que se suceden dos estaciones: lluviosa y seca. Cada estación presenta escenarios diferentes para los organismos. En ecosistemas de bosques secos o caducifolios, la estación seca resulta ser el período más estresante, ya que disminuye considerablemente la disponibilidad de agua (Janzen y Wilson 1983). Esto afecta la disponibilidad de alimento y el comportamiento de muchas especies animales. Para contrarrestar el efecto de la estacionalidad en este tipo de hábitat, los mamíferos presentan diferentes estrategias: variaciones en la dieta, cambios comportamentales en cuanto al tipo y tiempo de forrajeo, variaciones en el ámbito hogareño y migraciones. En la mayoría de los casos, los mamíferos que habitan bosques secos buscan parches de bosques siempreverdes, ya que en ellos encuentran agua, sombra y alimento (Mandujano et al. 2004).

En Costa Rica, los bosques secos se caracterizan por presentar fuentes de agua permanentes que generan parches con alta disponibilidad de agua y recursos, lo cuál los hace atractivos para muchas especies de mamíferos durante la temporada de sequía (Janzen y Wilson 1983). El objetivo de este trabajo fue estudiar la composición de mamíferos que habitan o visitan un ojo de agua en el Parque Nacional Palo Verde, relacionando la disponibilidad de agua con la actividad que estas realizan dentro del parche, su uso a lo largo del día y la existencia de comportamientos de defensa o exclusión del parche intra o interespecífica.

### **Métodos**

El trabajo de campo lo realicé en un ojo de agua dentro del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica. Para determinar qué especies utilizan el parche, realicé 7 trampas de huellas de 50x50 cm, alrededor de las dos fuentes principales de agua, las cuales empleé solo durante la noche y las revisé temprano en la mañana. También

realicé observaciones directas. Para ello escogí un lugar del área de estudio en la que permanecí durante períodos de 4 a 5 horas y cuyas características disminuyeran la probabilidad de que los animales pudieran verme. Realicé observaciones durante un total de 25 horas repartidas entre las 4:00 y las 19:00. Para cada evento de aparición dentro del parche registré la especie, el número de individuos, la hora de inicio y de fin del evento, actividad observada (toma de agua, forrajeo, descanso, tránsito, otras) y si se producían o no interacciones intra o interespecíficas. El tiempo de estudio se clasificó en seis períodos: amanecer (5:30-7:00), mañana (7:00-11:00), medio día (11:00-13:00), tarde (13:00-17:00), crepúsculo (17:00-18:00) y noche (18:00-5:30). El análisis de los datos se hizo a partir de pruebas chi-cuadrado.

## Resultados

Registré un total de 86 eventos por observación directa y 8 de trampas de huellas. Las especies identificadas fueron: *Cebus capucinus*, *Nasua narica*, *Dasyprocta punctata*, *Alouatta palliata*, *Odocoileus virginianus*, *Tayassu tajacu*, *Didelphis marsupiales*, de estas, solo *T. tajacu*, *O. virginianus* y *N. narica* fueron observadas con ambos métodos. El número de especies presentes en el parche fue similar a lo largo del día ( $X^2 = 0.34$ , gl = 5,  $p = 0.99$ ), sin embargo la composición fue variable (tabla 1). Especies como *D. marsupiales* y *T. tajacu* aparecieron en el parche a horas altas de la tarde o únicamente en la noche. *A. palliata* solo fue observada durante el medio día, mientras que *C. Capucinus* y *N. Narica* estuvieron presentes en casi todos los períodos de tiempo. Considerando solo aquellas especies con un alto número de registros, el uso de parches fue diferente en los diferentes períodos, *C. capucinus* estuvo presente en el parche durante la mañana más veces de lo esperado ( $X^2 = 12.42$ , gl = 5,  $p = 0.03$ ), a *N. narica* la observé mucho más en la mañana y menos a medio día de lo esperado ( $X^2 = 21.13$ , gl = 5,  $p < 0.01$ ) y a *D. punctata* la observé en más oportunidades al medio día de lo esperado ( $X^2 = 15.4$ , gl = 5,  $p = 0.01$ ).

El número de eventos registrados varió durante el día ( $X^2 = 73.5$ , gl = 5,  $p < 0.01$ ), siendo en todos los casos menor a lo esperado (Fig. 1). La mayoría de los eventos se produjeron en el período de la mañana, tarde y noche, mientras que el menor se produjo en el período del amanecer y del crepúsculo.

El patrón de actividades varió según la especie observada ( $X^2 = 42.6$ , gl = 20,  $p < 0.01$ ). Especies como *C. capucinus*, *A. palliata* y *T. tajacu* descansaron más que el resto de las especies, mientras que *N. narica* lo hizo en menor proporción. Por otra parte, *C. capucinus* forrajeó en menor proporción a lo esperado mientras que *O. virginianus* forrajeo más dentro del parche. Finalmente, *D. Punctata* transitó por el parche más que las otras especies. Considerando las especies con mayor cantidad de registros encontré en los tres casos, una tendencia a que la actividad más frecuente fueron la búsqueda de agua, mientras que las menos observadas sean descanso y forrajeo (*C. capucinus*  $X^2 = 7.45$ , gl = 3,  $p = 0.06$ , *N. Narica*  $X^2 = 17.6$ , gl = 5,  $p < 0.01$  y *D. punctata*  $X^2 = 6.36$ , gl = 5,  $p = 0.09$ ).

El patrón de actividades fue similar a lo largo del día ( $X^2 = 27.6$ , gl = 20,  $p = 0.11$ ). En vista de esto, eliminé la clasificación de los períodos y evalué en conjunto si existió alguna actividad que se presentaba con mayor frecuencia. La búsqueda de agua y el tránsito por el parche fueron las actividades registradas más frecuentemente.

Solo un 5.8 % de los eventos registrados se caracterizaron por comportamientos agresivos o de exclusión, siendo *C. capucinus* el que inició tales comportamientos en todos los casos observados. Estas interacciones fueron interespecíficas y se produjeron principalmente en el crepúsculo.

## Discusión

El número de especies registradas a lo largo del día fue similar, sugiriendo una gran importancia del ojo de agua para la fauna de este bosque seco. Durante el período seco, la disponibilidad de agua es muy baja, por lo que parches donde exista una fuente de este recurso serán visitados u ocupados por todas las especies. Sin embargo, las especies que visitaron el ojo de agua no fueron las mismas en cada periodo, y esto se relacionó con la historia natural de cada una (tipo de dieta, comportamiento de forrajeo, periodos de actividad, etc). Es lógico que *D. Marsupiales* haya sido registrado únicamente durante la noche, ya que esta especie presenta hábitos nocturnos (Reid 1997). Sin embargo, otras especies con hábitos diurnos como el coatí (*N. Narica*) y o el báquiro de collar (*T. Tajacu*) estuvieron presentes en períodos muy diferentes. Esto puede atribuirse al tipo de dieta y al comportamiento de forrajeo. El coatí es una especie generalista que se alimenta de vertebrados y de frutas cuando están disponibles, mientras que el báquiro se alimenta principalmente de semillas (Reid 1997, Janzen y Wilson 1983). El báquiro posiblemente se concentrará en sitios con alta abundancia de semillas y solo visita el ojo de agua para beber, mientras que el coatí buscará su alimento de manera más dispersa, por lo que existe más probabilidad de que visite el parche. Otro caso interesante es el del venado cola blanca (*O. Virginianus*). Este animal se alimenta principalmente de hojas las cuales son fuente de agua (Segura, 1995), por lo que necesita beber menos que las otras especies y por tanto no se aproxima con tanta frecuencia al ojo de agua. Apoyando esta idea, los individuos observados no estaban buscando agua sino forrajeando cerca de esta.

Encontré que los animales están utilizando el ojo de agua más frecuentemente durante la mañana que durante el amanecer o el crepúsculo. Es posible que estén aprovechando los periodos de poco calor (amanecer y crepúsculo) para buscar otros recursos que se encuentren fuera del parche y luego, cuando la temperatura aumenta, buscan el área del ojo de agua para beber y refugiarse del sol.

Especies que habitan dentro del parche (*C. capucinus* y *A. palliata*) fueron observadas en más oportunidades descansando que especies que visitaban el parche en busca de algún recurso (*N. narica* y *D. punctata*). Sin embargo, las tres especies que visitaron en mayor proporción el parche estaban buscando principalmente agua, mientras que el descanso y el forrajeo fueron actividades significativamente menos frecuentes. Fuera del ojo de agua existen recursos alimentarios que estos mamíferos pueden estar aprovechando. Sin embargo el agua está restringida a estas áreas que deben visitar periódicamente.

A pesar de que el agua resulta bastante limitante en este ecosistema, hubo pocos comportamientos de exclusión. Por tanto, no podría hablar de territorialidad o competencia por el recurso. Esto resulta curioso, ya que el agua es un recurso limitante para estos ecosistemas durante el período de sequía, siendo su disponibilidad muy baja. Independientemente de esto, los resultados sugieren que el ojo de agua es un elemento importante en el bosque seco durante la época de sequía, tanto como fuente de agua como por ofrecer refugio térmico y alimento, pese a que el agua es el principal recurso que los mamíferos buscan dentro de estos parches.

## Referencias

Adler, G., 2002. La regulación de las poblaciones de mamíferos. En: Ecología y conservación de bosques Neotropicales. Guariguata, M. y Kattan, G. (eds). Libro Universitario Regional, Costa Rica. Pp: +691

Janzen D. Y Wilson D., 1983. Mammals. En: Costa Rica Natural History, Janzen D. (Ed). The University of Chicago Press, Chicago. Pp: xi+816

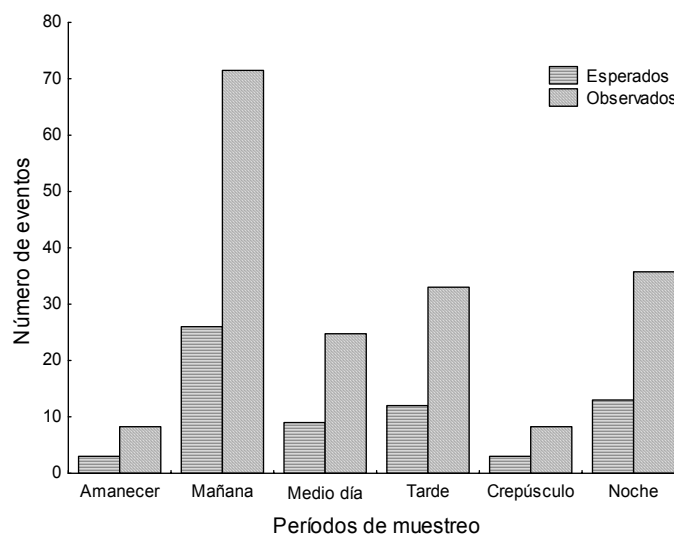
Madujano S., Gallina S., Arceo C. y Pérez-Jiménes L., 2004. Variación estacional de uso y preferencia de los tipos vegetacionales por el venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco. Acta Zoológica Mexicana, 20 (2): 45-67.

Reid, F., 1997. A field guide to The mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. Oxford. Pp xiv + 333.

Segura, W., 1995. Uso de sensores remotos y sistemas de información geográfica en la evaluación del hábitat potencial del venado col blanca (*Odocoileus virginianus*), Bagaces, Guanacaste, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad Nacional.

**Tabla 1.** Distribución de la aparición de las especies de mamíferos en el ojo de agua a los largo de los diferentes períodos de muestreo.

Especie	Amanecer	Mañana	Medio día	Tarde	Crepúsculo	Noche
<i>C. capucinus</i>	x	x	X	x	x	
<i>N. Larica</i>	x	x	x	x	x	x
<i>D. punctata</i>		x	x	x		
<i>A. palliata</i>			x			
<i>O. virginianus</i>			x	x		x
<i>T. tajacu</i>					x	x
<i>D. marsupiales</i>						x



**Figura 1.** Distribución del número de eventos registrados en cada período de muestreo y de sus valores esperados.

# MARITZA



## LA CONSERVACIÓN COMO COMPONENTE PARA LA EVALUACIÓN DE LA CALIDAD DE VIDA, Y COMO GUÍA PARA GENERAR ACCIONES QUE PROMUEVAN EL DESARROLLO HUMANO

Dora Susanibar, Emiliana Isasi-Catalá, Víctor Arroyo, Diego Cadenas, Sandra Galeano, Mariana Pueta, Ruth Salas, y Johnny Rosales.

**Resumen.** Como especialistas en diferentes áreas del campo de la biología, ecología y conservación propusimos, discutimos y formulamos 12 acciones que permitieran evaluar propuestas de proyectos de conservación que involucren a los objetivos del Milenio propuestos en la Cumbre del 2000. También ideamos un índice de conservación que fuera incluido como un componente (ambiental) dentro del Índice de Desarrollo Humano (IDH) el cual mide los adelantos medios de un país solo en tres aspectos básicos (esperanza de vida, conocimientos y nivel de vida). En conjunto pensamos que es fundamental que los biólogos de la conservación consideren las prioridades sociales y económicas de su entorno de trabajo. La conservación no solo es una manera de enfrentar problemas sociales, sino que es un indicador del grado de desarrollo humano de los países

**Palabras claves:** calidad de vida, conservación, índice de desarrollo humano, objetivos para el desarrollo humano.

### Introducción.

El mejoramiento en la calidad de vida es un objetivo común para todos los países del mundo. Dicho objetivo varía en los factores que cada país considera importantes para su logro de acuerdo con sus propias necesidades, sin embargo, en la mayoría de los casos los factores parecen coincidir. Las cumbres internacionales de presidentes muchas veces tratan de jerarquizar estos factores, dándole prioridad a aquellos que mejoran el desarrollo humano. En general, lo que hacen es proponer acciones que garanticen un mejoramiento de la calidad de vida en aquellos países donde estos factores están muy poco desarrollados.

Durante la Cumbre de Presidentes en New York en el año 2000, se plantearon los siguientes factores como Objetivos del Milenio dirigidos a todos los países del mundo para su cumplimiento antes del año 2015: (1) erradicar la pobreza extrema y el hambre, (2) conseguir la educación primaria universal, (3) promover la igualdad de géneros, (4) reducir la mortalidad infantil, (5) incrementar la salud materna, (6) combatir el SIDA, paludismo y otras enfermedades endémicas, (7) asegurar la sostenibilidad del medio ambiente y (8) forjar la colaboración mundial para el desarrollo. Sin embargo, a pesar de que uno de los factores incluidos es el de asegurar la sostenibilidad del medio ambiente, los índices empleados para evaluar el grado de desarrollo humano de un país, propuestos por los Organismos Internacionales no lo consideran.

Los ocho factores arriba nombrados deben ser tomados en cuenta para evaluar proyectos aplicados a la conservación y desarrollo sostenible. Con este fin, nos reunimos un grupo de especialistas en biología, conservación, ecología y desarrollo sostenible procedentes de varios países latinos (Argentina, Colombia, Costa Rica, España, Nicaragua, Perú, y Venezuela), ubicados en distintas sedes del PNUD (Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo) y el PNUMA (Programa de Naciones Unidas para el Medio Ambiente) para: (1) proponer una serie de acciones generales que deben contener los proyectos presentados por gobiernos, ONG's, Universidades, etc.

de países firmantes de la Declaración de la Cumbre del Milenio, y (2) proponer un índice de conservación para ser incorporado en el Índice de Desarrollo Humano, el cual considerará aspectos de carácter ambiental relacionados con la conservación de recursos naturales y el disfrute de la existencia de los mismos.

### **Métodos.**

La convención se llevó a cabo entre el 18 y 20 de Febrero de 2005 en el Centro de Convenciones Maritza. Cada miembro de la convención propuso una serie de acciones, las cuales discutimos y mejoramos para ser incluidas en este informe. Enfocamos todas las acciones en la conservación y desarrollo sostenible del ambiente, incluyendo en todos los casos algunos de los Objetivos del Milenio.

Elaboramos un Índice de Conservación que incluimos dentro del Índice de Desarrollo Humano (IDH) como un nuevo componente junto a la educación, calidad de vida y salud, en el que se considerara la importancia de la conservación del medio ambiente como un indicador del nivel de desarrollo de un país o una región.

Los resultados del proyecto fueron revisados por un panel conformado por directores de divisiones tanto del PNUD, PNUMA, como del GEF (Fondo Global para el Ambiente) y el Banco Mundial, quienes decidieron qué elementos acoge para ser utilizados como parte de los procedimientos de evaluación de proyectos de conservación y desarrollo sostenible.

### **Resultados.**

#### *Acciones de conservación:*

Propusimos una serie de acciones de las cuales seleccionamos 12 como las más adecuadas. A continuación se presentan dichas acciones, incluyendo entre paréntesis el número de los Objetivos del Milenio a los que están aportando:

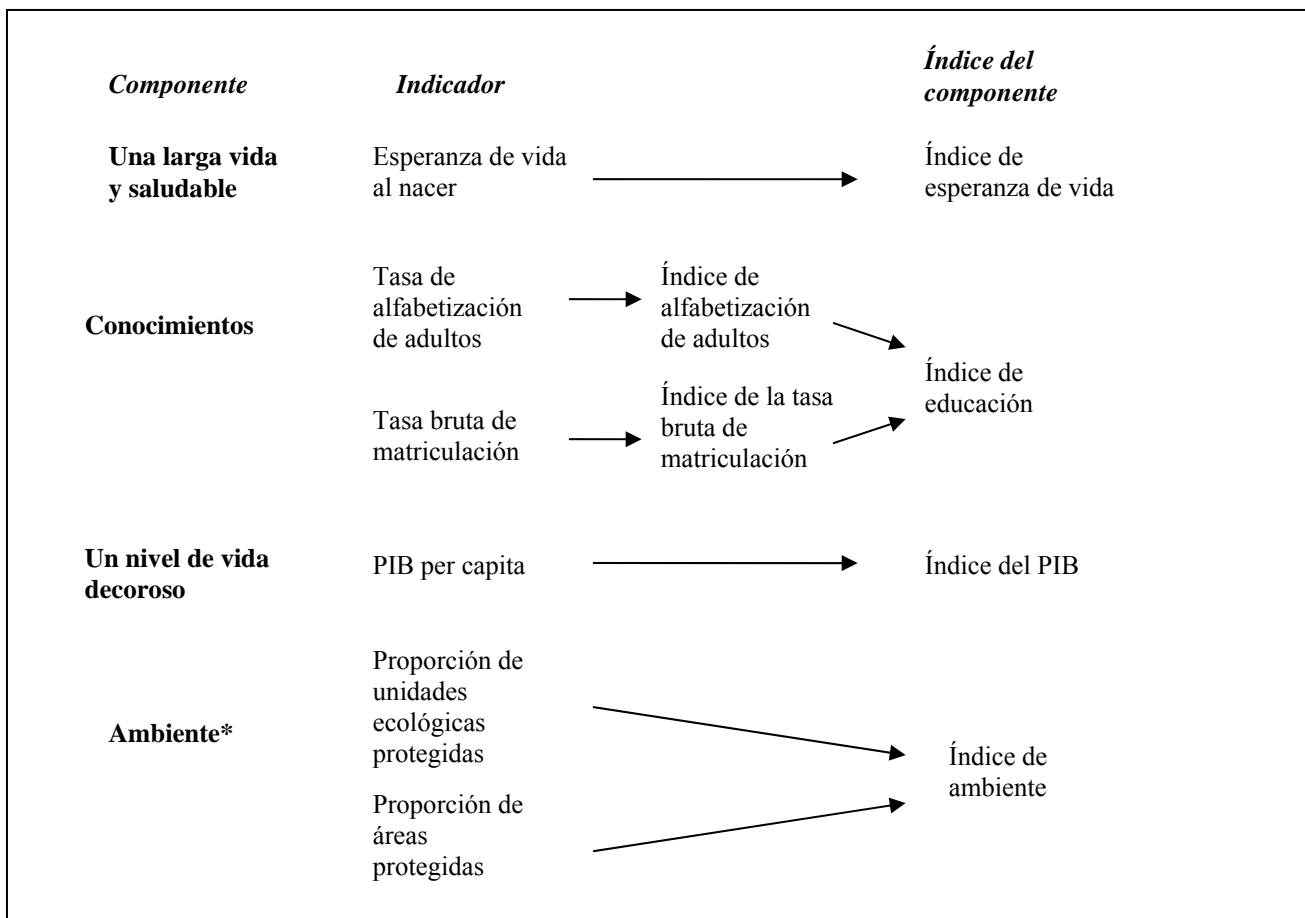
1. Crear fuentes de trabajo para mujeres en promoción y actividades de conservación que involucren el interés de su comunidad (1, 3, 7).
2. Apoyar proyectos que generen beneficios económicos dentro de las comunidades a partir del uso y transformación de recursos naturales explotados de manera sostenida y duradera (1, 7).
3. Generar puestos de trabajo en áreas protegidas que involucren a pobladores de comunidades aledañas para mejorar su calidad de vida, y disminuir el uso comercial ilegal de los recursos del área (1, 7).
4. Impulsar la formación de operadores turísticos para promover el desarrollo de alternativas laborales en comunidades rurales (1, 7).
5. Favorecer proyectos de restauración ecológica con especies nativas particularmente aquellos que conecten áreas naturales (e. g., corredores biológicos) y/o incrementen la conectividad del paisaje, utilizando mano de obra de pobladores locales y plántulas provenientes de viveros de la zona (1, 7, 8).



6. Implementar talleres y cursos de educación ambiental en zonas de acceso nulo o limitado a la enseñanza (2, 7).
7. Apoyar proyectos de agricultura orgánica para disminuir el uso de agroquímicos mejorando la calidad sanitaria de los recursos alimentarios y disminuyendo el impacto sobre el ambiente (4, 5, 7).
8. Formular programas que impulsen la evaluación de calidad de aguas y promuevan el tratamiento de aguas residuales para evitar la contaminación hídrica disminuyendo fuentes de enfermedades (4, 5, 6, 7, 8).
9. Promover la sustitución de las técnicas actuales de extracción de recursos naturales por técnicas que produzcan una menor alteración y contaminación ambiental y que no afecten la salud pública (4, 5, 6, 7).
10. Apoyar proyectos que promuevan la identificación, el estatus y el control de vectores de enfermedades que afecten poblaciones humanas y poblaciones de flora y fauna silvestres (4, 5, 6, 7, 8).
11. Disminuir el uso de productos químicos para el control y erradicación de plagas a partir de su sustitución por controladores biológicos nativos que produzcan un menor impacto ecológico y no que no afectan la salud de comunidades humanas (4, 6, 7).
12. Desarrollar programas para la restauración de cuencas hidrográficas con especies nativas, fomentando la participación comunitaria y/o de diferentes países afectados para proteger el recurso hídrico y asegurar la disponibilidad de agua potable (7, 8).

*Índice de Conservación y Desarrollo Humano:*

Propusimos dos indicadores y un índice que representaran el componente ambiental (conservación de ecosistemas para las diferentes regiones o países): la proporción de unidades ecológicas protegidas y la proporción de área protegida para cada país. En cuanto a su inclusión en el IDH, consideramos que este nuevo componente debía presentar el mismo peso que los componentes de educación, calidad de vida y salud, por lo que se propuso la modificación indicada en la Figura 1.



**Figura 1.** Diagrama de los componentes. Indicadores e índices que integran el Índice de Desarrollo Humano añadiéndole el factor ambiental (\*).

El índice de ambiente se calcula a partir de la siguiente relación:

$$\text{Índice de ambiente} = \frac{1}{2} (\text{UEP} / \text{UE}) + \frac{1}{2} (\text{AP} / \text{A})$$

UEP = Número de unidades ecológicas protegidas en una región y/o país.

UE = Número de unidades ecológicas totales en una región y /o país.

AP = Área en extensión protegida de la región y/o país.

A = Área total en extensión de la región y/o país.

Se entiende por unidades ecológicas a los complejos de unidades vegetales (o asociaciones vegetales) en una región.

### **Discusión.**

Las 12 acciones que propusimos tienen como objetivo principal la conservación del medio ambiente, teniendo en cuenta los Objetivos del Milenio. Además, promueven mejoras en el desarrollo económico y social de las comunidades humanas que se encontrarán involucradas dentro de los proyectos de conservación. De esta manera, las cinco primeras acciones tienen como objetivo crear fuentes de empleo en áreas protegidas; entre tanto la 6, estaría encaminada a proporcionar nuevos conocimientos

que mejoren la formación educativa de los pobladores. Las acciones 4, 8, 9 y 10 promueven la sustitución de técnicas de producción agresivas, por otras que sean más armónicas con el ambiente reduciendo la contaminación ambiental y eliminando problemas de salud pública. Finalmente, las acciones 8 y 12 velarán por la protección y saneamiento del recurso agua esencial para todo ser vivo. Aunque no es usual incluir este tipo de factores sociales y económicos dentro de propuestas de proyectos de conservación, debemos considerar que en la mayoría de los casos la problemática ambiental está íntimamente relacionada con conflictos sociales, que requieren ser resueltos para garantizar la conservación a largo plazo. Rozzi *et al.* (2001) señala que entre los fundamentos de una conservación biológica aplicable en Latinoamérica, es esencial incluir las interrelaciones que existen entre los problemas ambientales y los sociales. Así, los biólogos de la conservación deben esforzarse por aplicar rigurosos análisis sobre las causas y efectos sociales de los impactos ambientales que provocan determinados proyectos de desarrollo. Sin embargo, en la mayoría de los casos, los biólogos de la conservación no tienen la preparación académica para incluir conflictos sociales dentro de sus investigaciones. En nuestro caso, la elaboración de las acciones demostró este punto, ya que muchas veces no fue fácil relacionar nuestros intereses en conservación con las necesidades sociales y económicas planteadas como metas a resolver a nivel mundial. Al parecer no es sencillo relacionar la conservación y el uso sustentable de los recursos naturales con las problemáticas sociales. Cuando estudiamos algunas de las acciones de carácter ambiental propuestas en diferentes cumbres de presidentes (anexo), observamos que reflejaban un alto interés en el factor social y económico, pero el componente ambiental no aparecía implícito o simplemente no aparecía. En cuanto al índice de desarrollo humano, consideramos que incluir un componente ambiental junto a la educación, salud y nivel de vida decoroso, sería un indicador mejor del nivel de desarrollo integral de las personas de un país y/o región determinada. La función principal de este tipo de índices es cuantificar el grado de desarrollo de un país a partir de criterios sociales y económicos que se relacionan con los objetivos del Milenio planteados en la Cumbre del 2000. Sin embargo, en la mayoría de estos índices, el asegurar la sostenibilidad del medio ambiente (i.e., la importancia de la conservación), nunca se incluye como indicativo del grado de desarrollo. Nuestra meta fue incluir un componente de conservación en el IDH, de manera que se pudiera clasificar a los países del mundo y darle prioridad a las propuestas de conservación que provengan de países con bajo nivel de conservación de sus sistemas biológicos, reflejado en un valor bajo en el índice de conservación.

Es fundamental que los biólogos de la conservación, como científicos aplicados, consideren las prioridades sociales y económicas de su entorno de trabajo. Para ello, deben plantearse metas de conservación reales que promuevan soluciones no solo de tipo ambiental, sino que atenúen los conflictos sociales que se encuentran asociados a sus estudios. Así, la conservación no solo será una manera de enfrentar problemas sociales, sino que será un indicador del grado de desarrollo humano de los países.

## Referencias

- Primack, R., R. Roíz, P. Feinsinger, R. Dirzo, F. Massardo. 2001. Fundamentos de Conservación Biológica Perspectivas latinoamericanas. Fondo de cultura Económica. México. Pp. 797.
- Informe Preliminar de Desarrollo Humano 2001. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD).
- Naciones Unidas. Acciones Recomendadas para el Desarrollo, Cumbres, Conferencias Internacionales. 2004

## Anexo 1

Algunas de las acciones ambientales propuestas durante la Cumbre 2000

C2. Prestar ayuda a los grupos más desfavorecidos, en particular las mujeres, los niños y los jóvenes de esos grupos, entre los cuales deben figurar los pequeños propietarios, los pastores, los artesanos, las comunidades de pescadores, las familias sin tierras, las comunidades autóctonas, los emigrantes y el sector de la economía urbana estructurada, mediante programas específicos.

C.2 Elaborar, para todas las zonas azotadas por la pobreza, estrategias y programas integrados de gestión racional y sostenible del ambiente, movilización de recursos, eliminación de la pobreza y reducción de sus efectos, generación de empleo y de ingresos, mediante entre otras cosas, la creación de líneas de crédito y otras facilidades para el sector no estructurado, prestando especial atención a la situación de la mujer.

C.2 Lograr que todas las personas tengan la oportunidad de trabajar tener medios de subsistencia sostenibles.

C.25 En coordinación con los ministerios y las organizaciones pertinentes, así como con representantes de la juventud, elaborar y aplicar estrategias para crear otras oportunidades de empleo y proporcionar a los jóvenes de ambos sexos la capacitación requerida.

C.7 Generar empleo para los pobres en zonas urbanas, especialmente para las mujeres, mediante la creación, el mejoramiento y la conservación de la infraestructura de los servicios urbanos y el apoyo de actividades económicas en el sector no estructurado, como reparaciones, reciclado, servicios y pequeños comercios.

C.25 Adoptar iniciativas encaminadas a reducir los actuales niveles de desempleo entre la juventud. Asegurar, que más del 50% de los jóvenes, con representación equitativa de ambos sexos, estén matriculados en la enseñanza secundaria apropiada o en programas de formación profesional equivalentes.

## LA EXTINCIÓN DE ESPECIES: HISTORIA, ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN

Karolina Fierro Calderón, Romina Principe, Alejandro Muñoz, Adriana Lopez, Oscar Laverde, Francisco Bascopé, Mariana Munguía, Carlos Vinueza y Mitchell Aide

**Resumen.** Revisamos la información disponible acerca de la extinción de especies, analizamos las implicaciones de la extinción de especies en ecología, conservación de la biodiversidad y en la toma de decisiones políticas con base en resultados científicos. Además generamos propuestas para lograr un nuevo enfoque sobre la extinción de las especies. Consideramos que una de las grandes limitantes para calcular tasas de extinción es el uso de las especies, por esto proponemos utilizar poblaciones. La desaparición de poblaciones locales indica alteración del hábitat, lo cual podría estar afectando a otras poblaciones, y al mismo tiempo provoca una disminución en la variabilidad genética de la especie. Proponemos realizar monitoreos estratégicos anuales sobre algunas poblaciones de especies para obtener su localización, variabilidad genética y flujo génico con el fin de proponer planes adecuados y eficientes para la conservación de la diversidad biológica.

**Palabras clave:** conservación, extinción de especies, medidas de extinción, poblaciones locales.

### *Contexto histórico*

Desde finales de los años 70's y principios de los 80's, Edward Wilson y Norman Myers dieron la voz de alarma acerca del elevado número de especies que se podrían estar extinguiendo anualmente en el mundo (Lomborg, 2001). A partir de esto, las autoridades científicas y políticas empezaron a prestar mayor atención a los efectos de las actividades humanas sobre la pérdida de la biodiversidad. Los medios de comunicación llevaron este mensaje a toda la sociedad civil, la cual respondió creando organizaciones no gubernamentales para proponer planes y programas de manejo con el objeto de conservar esta biodiversidad, la cual de acuerdo a este mensaje, se estaba perdiendo de manera vertiginosa.

Las tasas de extinción propuestas por estos científicos no fueron cuestionadas por mucho tiempo. Años después un autor anónimo se opuso a estas cifras y su cuestionamiento no fue tenido en cuenta hasta año 2001, cuando Bjorn Lomborg puso en tela de juicio las tasas de extinción propuestas por Wilson y Myers. Lomborg argumentó que estas cifras sólo pretendían generar un sentimiento de alarma con el fin conseguir fondos para proyectos de conservación. Estos cuestionamientos generaron dudas en relación a la veracidad de los datos sobre los que se sustentaban las políticas mundiales de conservación de la biodiversidad, poniendo en evidencia la importancia de la realización de trabajos de investigación serios y comprometidos con el problema de la extinción de especies.

Luego del análisis del contexto histórico sobre la extinción de las especies y de la revisión de la información disponible sobre este tema, nos planteamos los siguientes objetivos de trabajo: (1) analizar las implicaciones de la extinción de especies en ecología, conservación de la biodiversidad y en la toma de decisiones políticas con base en resultados científicos y (2) generar propuestas para lograr un nuevo enfoque sobre la extinción de las especies.

### *Estimadores de extinción: problemas y soluciones*

Dentro del debate acerca de la extinción de especies, existen desacuerdos en el uso de los estimadores de extinción que dificultan la comparación entre estudios.

Nosotros identificamos los tres principales estimadores.

#### (1) Medidas de extinción:

Muchos trabajos han usado índices que involucran la tasa de extinción de especies estimada como el número de especies vivas con respecto al número de especies extintas. Otras tasas tienen en cuenta la relación de especies extintas y el número de especies esperadas en la actualidad por la tasa de extinción en el pasado. Pero en algunas de estas medidas no se tiene en cuenta el tiempo evolutivo en el cual sucedieron los acontecimientos. Se usan valores inciertos como el número de especies presentes en la actualidad y se asume una tasa de extinción constante en el tiempo y espacio.

Para disminuir el error presente en estos cálculos deberíamos usar tasas de extinción en tiempos relativamente cortos. Por ejemplo, en un periodo de 400 años conocemos el número de especies extintas y el número de especies actuales para algunos grupos y es posible estimar con precisión su tasa de extinción. Si se conocen bien los acontecimientos ocurridos en un tiempo y espacio delimitado, se pueden hacer mejores interpretaciones de las causas que influyeron en las extinciones.

#### (2) Taxones habitualmente usados:

La tasa de extinción es bien conocida sólo para los taxones que presentan buenos registros fósiles, por lo cual el número de taxones que pueden usarse para las estimaciones es limitado. También es común extrapolar esas tasas de extinción a otros taxones que tienen diferentes historias de vida y de los cuales se sabe muy poco.

Para determinar tasas de extinción en la actualidad, sería adecuado utilizar un amplio espectro de grupos taxonómicos distintos que aporten información a diferentes escalas de uso de los ecosistemas. Aunque el número de taxones bien conocidos es limitado, estos podrían aportar información valiosa a las tasas de extinción para grupos relacionados. Los moluscos son un grupo cuya historia evolutiva es bien conocida en la actualidad y por registros fósiles. Este grupo sería ideal para hacer comparaciones entre tasas de extinción antes y después de la aparición del hombre.

#### (3) Poblaciones como unidad evolutivas:

Una de las grandes limitantes para calcular tasas de extinción es el uso de las especies como unidades evolutivas, ya que se subestima la diversidad genética y la dirección evolutiva que se encierra dentro de lo que denominamos especie. Este concepto es artificial y puede ser subdividido en otras unidades, como subespecies o poblaciones, cada una con una dirección evolutiva particular.

Especies que cuentan con una población en declive no son tomadas en cuenta dentro de los conteos de números de especies extintas, pero en realidad están condenadas a una extinción inminente. El uso de poblaciones para calcular las tasas de extinción tiene ciertas ventajas. Una de ellas, es la facilidad para determinar la extinción de una población local en contraste con la de una especie en todo su rango de distribución. El conocimiento del estado de las poblaciones a nivel local, implica medidas de conservación más efectivas.

### *Ecología de las extinciones*

Debido a los fuertes procesos de deforestación que se están dando en los ecosistemas tropicales durante las últimas décadas, ha sido necesario desarrollar modelos predictivos para determinar a futuro el posible impacto sobre la biodiversidad. McArthur y Wilson (1967) proponen el modelo de especie-área basado en observaciones de aves en un archipiélago, donde las islas con mayor área tenían mayor diversidad y las islas más pequeñas menor diversidad. Este modelo aplicado a tierras continentales ha sido ampliamente rebatido. Sin embargo, esto se propuso para entender y predecir extinciones en los bosques tropicales donde se han dado procesos de deforestación y fragmentación. Una de las predicciones numéricas del modelo de Wilson plantea que con la pérdida del 90% de la cobertura, se perderán el 50% de las especies originales.

Este modelo ha sido cuestionado por estudios realizados en algunas regiones tropicales. Tal es el caso de la Mata Atlántica Brasileña donde se dio una reducción del 88% del bosque y a pesar de esto no se ha perdido ninguna especie amenazada de extinción (Brown y Brown 1992). Además, en la Isla de Puerto Rico el bosque original se redujo en un 90% y en lugar de observar una pérdida de especies se dio un aumento después de 20 años (Sodji 2004). Sin embargo, estos números reflejan la invasión de especies exóticas y la recolonización de especies de bosque desde islas cercanas.

El modelo de Wilson no se ajusta a las regiones tropicales por razones históricas y por las características particulares de un área. Las regiones tropicales estuvieron sujetas durante el pleistoceno a fuertes cambios climáticos cíclicos (ciclos de Mylancovich). Estos cambios climáticos durante las épocas más frías o secas (épocas glaciales) redujeron la cobertura de los bosques hasta pequeños fragmentos formando algunos refugios para la vegetación y la fauna (Teoría de refugios del pleistoceno, Haffer 1969). Debido a esta historia de cambios sucesivos y repetidos, las especies pueden estar adaptadas a sobrevivir en pequeñas poblaciones aisladas en islas o refugios, esperando la expansión de los bosques para su posterior colonización.

La relación entre el número de especies y un área determinada está condicionada por la historia biogeográfica de dicha área. La Amazonía ha estado sujeta a múltiples eventos geológicos y de aislamiento que han generado una alta diversidad de especies y de hábitats (e.g. bosques de varzea, bosques de tierra firme, varillales). El caso contrario puede encontrarse en un sistema de pradera o pastizal, el cual es más homogéneo y presenta un menor número de especies y hábitats. Estas diferencias en complejidad y en valores de diversidad deben ser tenidas en cuenta una vez se realicen las predicciones de extinción. La pérdida de biodiversidad no va a ser la misma si eliminamos un millón de hectáreas en la Amazonía, que si eliminamos la misma cantidad en un pastizal o una pradera.

### *Ética en la biología de la conservación*

La biología de la conservación es una ciencia de urgencia que implica tomar decisiones rápidas con la información disponible. En este sentido, el científico debe ser objetivo y proponer planes de manejo efectivos basados en datos reales, que solucionen problemas a corto y largo plazo. Es importante que estos planes, estén asesorados por buenas estrategias de mercadeo que llamen la atención de las autoridades y de la sociedad civil obteniendo más fondos para conservación.

## Recomendaciones

Las tasas de extinción deberían calcularse con base en lo que algunos autores consideran unidades evolutivas. Estas unidades contienen información particular donde se incluye la historia de una región y las características a nivel poblacional. Por ejemplo, la desaparición de una población local puede ser detectada más rápidamente e indica una alteración de hábitat que podría estar afectando a poblaciones de otras especies. Así mismo, esta desaparición afecta directa o indirectamente las interacciones entre poblaciones y disminuye la variabilidad genética de la especie.

Proponemos realizar monitoreos estratégicos anuales sobre algunas poblaciones de las especies para obtener su localización, variabilidad genética y flujo génico. Esto implica usar técnicas de biología molecular para identificar diferencias entre las poblaciones, las cuales cada día son de mayor accesibilidad. Además, herramientas como los Sistemas de Información Geográfica (SIG) y modelos predictivos de distribución de especies (GARP) permiten tener un mejor conocimiento de las distribuciones de las especies. Estos modelos están basados en el análisis de variables ambientales donde se localizan las especies, para lo cual es necesario un equipo técnico de geógrafos, analistas, taxónomos, ecólogos y biólogos para lograr la mejor interpretación de los datos obtenidos. A partir de imágenes satelitales sobre la vegetación podemos observar áreas de pérdida de hábitat e identificar las poblaciones que son afectadas en esas zonas alteradas.

Algunos países tropicales no cuentan con inventarios detallados de su biodiversidad, desconociendo el estado de esta. Por esta razón, es necesario crear Institutos que se encarguen de generar esta información de base, centralizarla y ponerla disponible. Para que sea utilizada por diferentes organizaciones en el diseño de planes de manejo y políticas de conservación a nivel regional. Un buen ejemplo de esto, es lo que se ha desarrollado en Costa Rica con el Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO) y en México la Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Diversidad (CONABIO), ejemplo que deben seguir otros países latinoamericanos.

## Referencias

- Brown, K. y G. G. Brown. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. Pp 119-142, In T. D. Whitmore, J. A. Sayer (eds.). Tropical Deforestation and Species extinction. Chapman & Hall, London.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonia forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Lomborg, B. 2001. *The Skeptical environmentalist: Measuring the real state of the world.* Cambridge University Press Chapter 23 – Biodiversity.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography.* Princeton University Press, New York, USA.
- Sodji, N. S., L. H. Liow y F. A. Bazzaz. 2004. Avian extinctions from tropical and subtropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 223-245.



## EL ENFOQUE DEL MARCO LÓGICO (EML) PARA LA ELABORACIÓN DE PROYECTOS DE CONSERVACIÓN

Francielle Paulina de Araújo, Sebastián Tello, Horacio Ballina, Karla Barquero, Susana Chamorro, Jimena Puyana, Margarita Ríos y Juan Criado Hernández

**Resumen.** En conservación es necesario la elaboración de proyectos que permitan priorizar acciones, optimizar recursos y alcanzar objetivos en un tiempo determinado. Dado que las dificultades en elaborar proyectos de conservación se deben principalmente a la falta de estructuración y diseño de las ideas, en este trabajo utilizamos el Enfoque del Marco Lógico (EML) para planificar un proyecto relacionado a un tema de conservación. Este método es una herramienta práctica, orientada a la planificación lógica articulando los recursos, las actividades necesarias y los resultados que se esperan. El tema trabajado como ejemplo fue las especies de plantas invasoras en el parque Nacional Guanacaste. El método (EML) demostró ser una herramienta útil y eficaz que facilita la elaboración y estructuración de proyectos que permite reconocer limitaciones y posibles fallas.

**Palabras clave:** Árbol de problemas, árbol de objetivos, conservación, Enfoque del Marco Lógico (EML).

### Introducción

Para la resolución de problemas de conservación, es necesario la elaboración de proyectos. Estos permiten priorizar acciones y optimizar recursos, de manera que los objetivos sean alcanzados en un tiempo determinado y dentro de un presupuesto dado. Las dificultades en elaborar proyectos de conservación se deben, principalmente, a la falta de estructuración y diseño de las ideas. Como consecuencia, muchos proyectos basados en ideas buenas y originales no logran alcanzar los objetivos propuestos o simplemente no consiguen el financiamiento requerido.

Se han desarrollado varias herramientas que facilitan la planificación, ejecución y evaluación de proyectos, por ejemplo: el análisis de Fortalezas Oportunidades Debilidades y Amenazas (FODA), el Análisis de Matrices y el Enfoque del Marco Lógico (EML). Estas, además de ayudar en la planificación, garantizan que ningún punto importante del desarrollo del proyecto sea olvidado.

El objetivo del presente trabajo fue poner en práctica el método de Enfoque del Marco Lógico (EML) para la planificación de un proyecto relacionado a un tema de conservación. Elegimos éste método por ser una herramienta muy práctica para orientar la planificación y asegurar que existe una relación lógica entre los recursos, las actividades necesarias y los resultados que se esperan; por esto, también es el método más utilizado por organizaciones donantes.

### Métodos

Se hizo un análisis de los pasos a seguir para desarrollar un proyecto utilizando la metodología del marco lógico, aunque debido a las limitaciones de tiempo y del desconocimiento de los problemas y condiciones reales del Parque Nacional

Guanacaste, seleccionamos únicamente los elementos que consideramos principales de esta metodología y que describimos detalladamente a continuación:

**1.- Análisis de participación:** Este es un paso preliminar del EML que facilita el conocimiento de las necesidades e intereses de los actores en el área en relación a la posibilidad de desarrollar un proyecto.

**2.- Análisis de Problemas:** Identificamos los principales problemas existentes en la zona de Guanacaste a través de una lluvia de ideas. A partir de estos, escogimos un problema focal sobre el que desarrollamos el proyecto, este fue las especies vegetales invasoras dentro del Parque Nacional Guanacaste. Basándonos en este tema, construimos un árbol de problemas para identificar las causas y efectos que estaban directamente o indirectamente relacionados con el conflicto de las especies vegetales invasoras.

**3.- Análisis de los Objetivos:** Los elementos del árbol de problema se reformularon de manera que se transformaron en las condiciones deseables. De esta forma, estos elementos se convierten en la base para establecer los objetivos o futuras soluciones de los problemas planteados en el paso anterior.

**4.- Análisis de las Alternativas:** En este paso, eliminamos aquellos objetivos imposibles de conseguir mediante la aplicación de nuestro proyecto o que pudieran ser solucionados mejor desde otros ámbitos. Las opciones restantes se evaluaron en términos de su factibilidad y se seleccionaron las principales, tratando cada una de las cuales como un componentes del proyecto.

**5.- Identificación de los principales elementos del proyecto:** Cada uno de los componentes permite la definición de los principales elementos del proyecto a partir del árbol de objetivos. La meta y el objetivo general, los objetivos específicos, los resultados que esperamos conseguir, las actividades que tendremos que desarrollar, un cronograma de ejecución y los insumos necesarios que nos permitan elaborar un presupuesto realista.

**6.- Factores externos:** Esta fase implica analizar si existe algunas condiciones o factores externos que podrían afectar al desarrollo de nuestro proyecto y que, en principio, no podemos controlar. Los resultados de este análisis se indican como supuestos y es necesario conocerlos para que, si estos supuestos no se cumplen, podamos minimizar su impacto en el desarrollo del proyecto.

**7.- Indicadores:** Especificamos como se puede medir los avances de las metas o si los objetivos han sido cumplidos.

## Resultados

El árbol de problemas y de objetivos que fueron utilizados para la elaboración del proyecto y el cuadro del marco lógico están en los anexos I, II y III respectivamente. Presentamos en seguida, el resumen ejecutivo como uno de los resultados de la elaboración del proyecto.

**Resumen ejecutivo.** La presencia de especies exóticas es mundialmente conocida como la tercera causa de extinción de especies nativas (UICN 2003). En el

Parque Nacional Guanacaste se ha detectado la presencia de especies vegetales exóticas que están impactando negativamente la flora nativa. La introducción de estas especies estuvo relacionada con las actividades humanas como agricultura y ganadería, desarrolladas en el sitio antes de que este fuese declarado como área protegida. A esta situación se suma la presencia de especies exóticas de uso ornamental, curativo y alimenticio en las comunidades aledañas al parque. El presente proyecto tiene como meta principal, promover la conservación de la diversidad vegetal nativa en el Parque Nacional Guanacaste a través de disminución de la presencia de especies vegetales invasoras en el área de mayor influencia humana. Para alcanzar la meta propuesta se tendrán en cuenta dos frentes de acción. El primero consiste en un trabajo de educación y concientización con la comunidad aledaña y usuarios del parque (investigadores, guardaparques y turistas) por medio de la explicación de los riesgos que trae consigo la introducción de especies exóticas y la alternativa que representa el uso de plantas nativas. El segundo frente de acción consiste en la erradicación directa de las plantas exóticas en las zonas de mayor influencia humana en el parque. También se establecerán parcelas piloto para evaluar el efecto de la erradicación de especies exóticas en las zonas de regeneración del parque. Es importante recalcar que personas locales estarán involucradas en todas las etapas de desarrollo del proyecto y se beneficiarán de este por la capacitación sobre el manejo de plantas invasoras y el reconocimiento de opciones nativas. Adicionalmente obtendrán otros insumos derivados de la ejecución del mismo como semillas y material educativo que podrán ser usados como referencia en cualquier momento. El costo total estimado para la ejecución del proyecto es US \$20.380, y el monto solicitado al PNUD es US \$ 14.920.

## Discusión

El marco lógico es una herramienta analítica, participativa, que facilita la planificación, ejecución y evaluación de un proyecto orientado a partir de objetivos, hacia grupos beneficiarios. A pesar de esto, existen algunas limitaciones como por ejemplo cuando se absolutizan los objetivos y los factores externos que pueden generar una rigidez en la dirección del proyecto (IUDC 1997).

Dentro del marco lógico, la elaboración de los árboles de problemas y objetivos son especialmente útiles pues permiten tener una idea más clara sobre las causas y los efectos relacionados a nuestro problema de interés. Esto a su vez, nos permite identificar cuales son las acciones más prioritarias y posibles para desarrollar un proyecto como también reconocer las limitaciones tales como tiempo, recursos, alcances, personal. Además de esto, podemos asegurarnos de que todos los aspectos fundamentales asociadas al desarrollo del proyecto son analizados y los riesgos posibles son tomados en cuenta.

El enfoque del marco lógico es solamente una herramienta durante la preparación, ejecución y evaluación de un proyecto, e idealmente, necesita ser complementado con otras herramientas como el análisis del grupo beneficiario, el análisis costo-beneficio, etc (IUDC 1997).

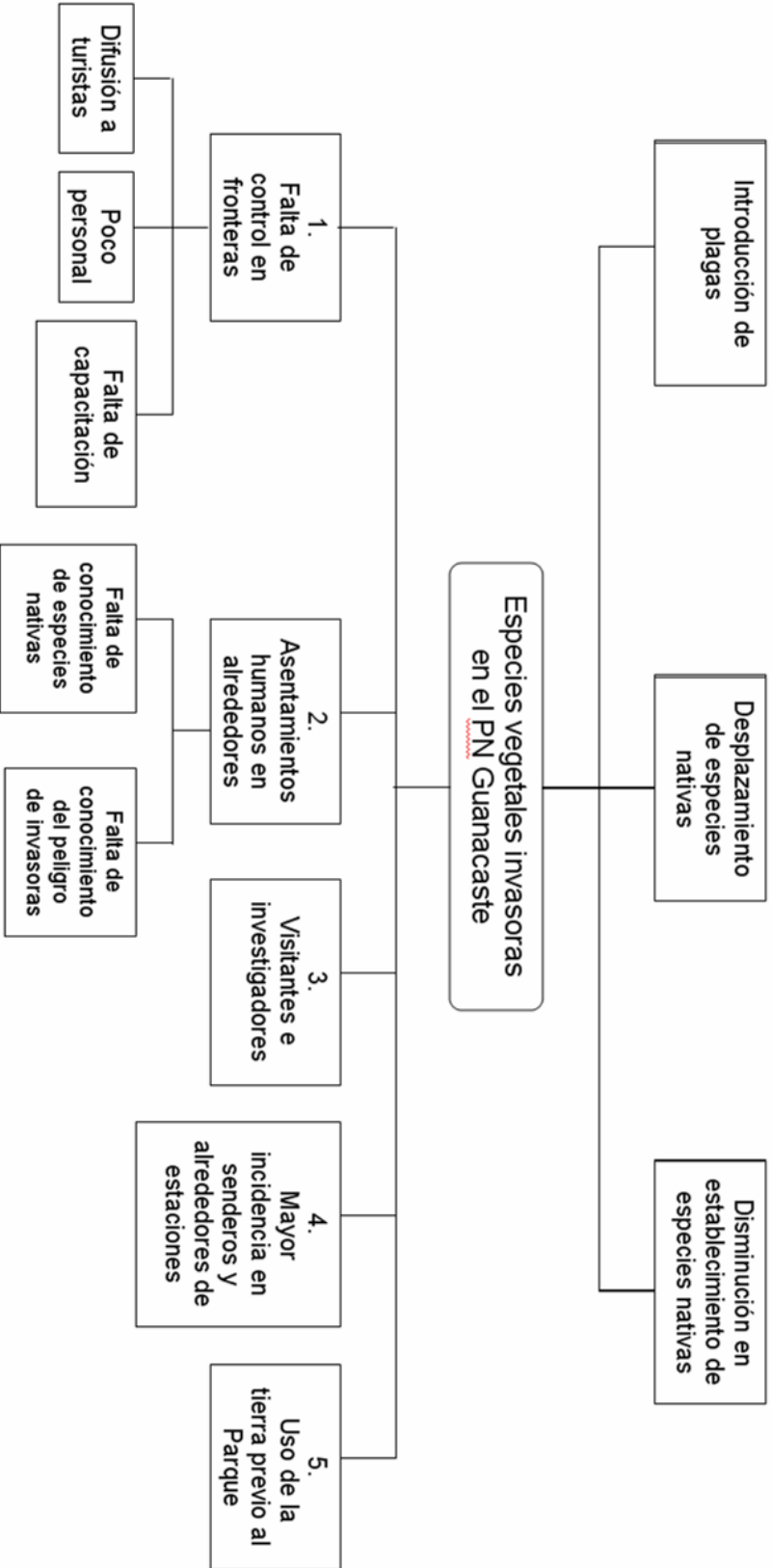
## Referencias

Instituto Universitario de Desarrollo y Cooperación, 1997. El Enfoque del Marco Lógico. Manual para la Planificación de proyectos orientada mediante objetivos. Madrid.

IUCN, 2003. Species Extinction. [www.redlist.org](http://www.redlist.org)

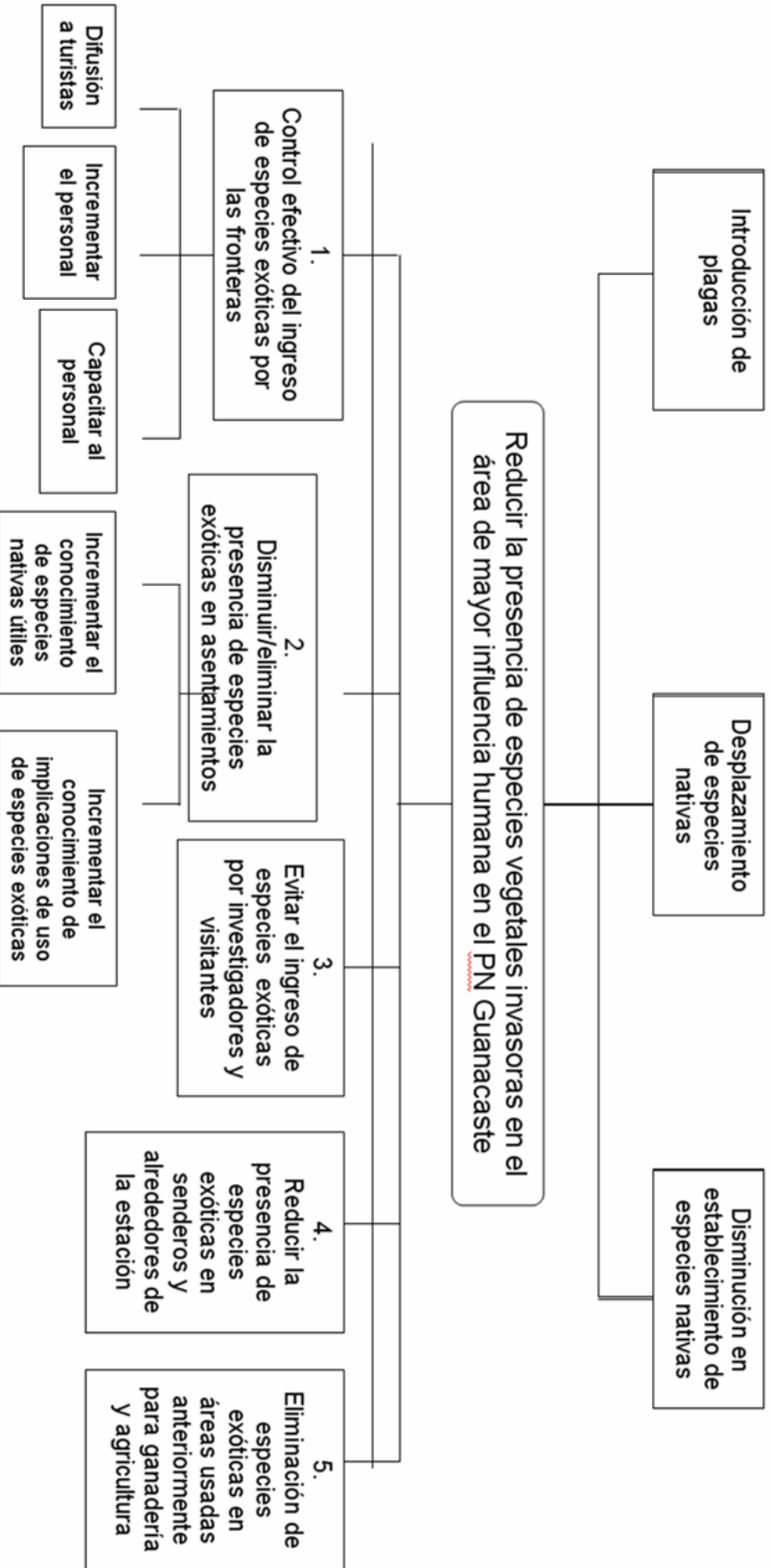
**ANEXO I**

**ARBOL DEL PROBLEMA**



**ANEXO II**

**ÁRBOL DEL OBJETIVOS**



**ANEXO III**

## Cuadro Resumen del Marco Lógico

<b>Número del proyecto:</b>		<b>Nombre del proyecto:</b> Especies de plantas invasoras en el Parque Nacional Guanacaste	
<b>Nombre de la organización:</b> Consorcio ETC 2005-2			
<b>Objetivo general del proyecto:</b> Promover la conservación de la biodiversidad vegetal nativa en el Parque Nacional Guanacaste a través de la disminución de la presencia de especies invasoras en el área de mayor influencia humana.			
<b>Área focal FMAM:</b> Biodiversidad		<b>Programa operativo FMAM:</b> Ecosistemas forestales	<b>Fechas de inicio y finalización del proyecto:</b> Enero-Diciembre 2006
<b>Objetivo Específico 1:</b> Reducir significativamente la presencia de especies de plantas invasoras en asentamientos humanos alrededor del PN Guanacaste.		<b>Resultados Esperados</b> Disminución en la cantidad de especies invasoras en los asentamientos humanos alrededor del PN Guanacaste.	<b>Indicadores</b> Material educativo talleres, registro de participantes, registro de plantas donadas
<b>Actividad 1.1:</b> Talleres de capacitación a cinco comunidades			<b>Supuestos</b> Las personas de las comunidades están anuentes a participar de los talleres
<b>Actividad 1.2:</b> Talleres de capacitación a viveros			Los propietarios de los viveros de la zona están anuentes a participar de los talleres y modificar su mercadería a la venta de especies)

<p>Actividad 1.3: Producción y distribución material educativo (talleres y niños)</p>		<p>Material educativo talleres, carta de confirmación de la dirección del PEB de giras educativas</p>	<p>El PEB está dispuesto a incorporarse al proyecto</p>
<p>Actividad 1.4: Incorporación de especies nativas a viveros</p>		<p>Lista de plantas incorporadas al vivero, comprobación de recibo</p>	<p>Personal del vivero está dispuesto a involucrarse con el proyecto</p>
<p><b>Objetivo Específico 2:</b> Disminuir el ingreso de especies invasoras por turistas e investigadores</p>	<p>Reducción del 50% el ingreso de especies invasoras por parte de turistas e investigadores.</p>		
<p>Actividad 2.1: Capacitación al personal del Parque y pasantes sobre especies invasoras y sus peligros</p>		<p>Personal capacitado, registro de participantes de talleres</p>	<p>Personal del Parque participa de talleres; existen pasantes interesados en el tema</p>
<p>Actividad 2.2: Divulgación por afiches en fronteras y entradas al Parque</p>		<p>Reporte de ingreso de especies al Parque por guardaparques y/o pasantes</p>	<p>Funcionarios fronteras y administración del Parque están anuentes a desplegar los afiches</p>
<p><b>Objetivo Específico 3:</b> Disminuir la presencia de especies invasoras en senderos y alrededores de las estaciones biológicas del PN Guanacaste</p>	<p>Reducción del 50% la presencia de especies invasoras en senderos y alrededores de las estaciones biológicas.</p>		
<p>Actividad 3.1: Control especies invasoras en senderos y estaciones biológicas</p>		<p>Reporte de investigadores, resultados reuniones evaluación</p>	<p>Los funcionarios del Parque están de acuerdo con los métodos de control</p>

<p><b>Objetivo Específico 4:</b> Diseñar una estrategia para reducir la incidencia de especies invasoras en áreas agrícolas y ganaderas abandonadas del PN Guanacaste.</p>	<p>Información y criterios para proponer medidas de manejo que favorezcan la regeneración de áreas forestales nativas y la eliminación de especies vegetales invasoras.</p>		
<p>Actividad 4.1: Estudio de impacto de eliminación de vegetación invasora</p>		<p>Documento de descripción de estrategia</p>	<p>Los investigadores y personal del Parque están de acuerdo con la metodología de eliminación de la vegetación</p>
<p>Actividad 4.2: Mapeo de zonas prioritarias para eliminación de plantas Invasoras</p>		<p>Mapa de zonas prioritarias, documento de estrategia</p>	<p>Los investigadores y personal del Parque están de acuerdo con la metodología de eliminación de la vegetación</p>

**NOTA:** Contamos con información base que identifica la presencia de especies invasoras en el PN guanacaste, y se tiene información sobre las especies nativas que puedan reemplazarlas. Información suministrada por G. Barrantes.



# MISCELANEAS



## Pensamientos elevados



Tarde o temprano, uno se lo termina comiendo (golosa, Sandra)

Te cambio mis carnes por tu mazorca (negociante, Jimena)

Que sera mejor, grueso o delgado? (dudosa, Margarita)

Durante el dia varian diariamente (explicito, Gibi)

Le voy a enseñar la perdiz. ¿Quiere? (generoso, Alejandro)

El grosor se siente con la mano (sensible, Ruth)

Yo se la acomodo porque esta torcida (amable, Karla)

Habria que pensar antes de de pensar (reflexivo, Cato)

¡Vamonos ya para el cuarto! (ansiosa, Margarita a Victor)

Cuando llegamos alla, te la saco (aclaratorio, Carlos a Sandra)

Mira, aca tenes donde meterla (sugereute, Margarita a Gibi)

De pronto uno grande me puede quedar muy grande (miedosa, Margarita)

Como ustedes saben, la herbivoria se distribuye por todo el mundo (iluminador, Horacio)

Vos crees que esa es una representacion representativa? (inquisitivo Gibi)

Eso de medir bolitas suena interesante (interesada, Sandra)

Si, se muere un poquito (especifica, Sandra Correa)

Venga Fran, que le voy a mostrar el hueco (demostrativa, Cala)

Yo creo que las mas chiquiticas son las mas cabezonas (observadora Jimena)

Fue sumamente exitante llegar al campo y encontrar una mordida (exitada Mariana P.)

Yo la buscaria chiquita pero profunda (pensativo Alejandro)

Es que este hueco no es impedimento para meter la lengua (asustada Cala)

Debes correr la cola mas abajo y poner la cola ahí (mandoncita Sandra a Victor)

Las plantas son los organismos mas sesiles que conozco (sagaz, Alejo F.)



## ¡Yahoo?... ¡no!... ¡HOTMAIL!

(un correo mas que electrónico)

*Emiliana, déjame seguir tus rastros  
para llegar hasta tu ojo de agua  
(El Coatí Venezolano)*

*Aprendiendo sobre Acacias  
Y depredación de Guazuma  
Me carcome flor de duda,  
Quiero saber si es falacia  
Que la chiquita es trompuda  
Y la grande, una desgracia.  
Y si todo fuese cierto,  
Y el tamaño puro cuento  
A Frank Joyce yo le pregunto  
¿Otro mito se va al suelo?  
¿Cuan grande es su cornizuelo?*

*Horacio  
Entre una hoja roja y una verde  
Me acuesto contigo antes de Palo Verde  
Lo que te dije en Cuerici te causo mucho  
risa. Pero deja que llegemos a Maritza  
Es que te voy a dejar hecho triza*

*Diego, si yo fuera Nica estaría contigo*

*Francielle,  
tu aroma a garota, todo me alborota*

*Gibi,  
yo también te puedo cocinar 3 veces al  
día  
Y ponerme sombrero blanco  
sin que lo pida,  
Pues entre Nicaragua y Venezuela  
No he encontrado un hombre tan yico  
que calme mi alma en pena*

*Margarita:  
En el páramo bajo tu sensual ala  
El tamaño de mi hoja aumenta  
Y capto mejor tu lagaña  
Al mirarte más de cerca.  
Todo se me levanta a tu lado,  
Los ángulos se tornan bruscos  
Ya no importa si me encuentro  
Dentro o fuera del Chuzco*

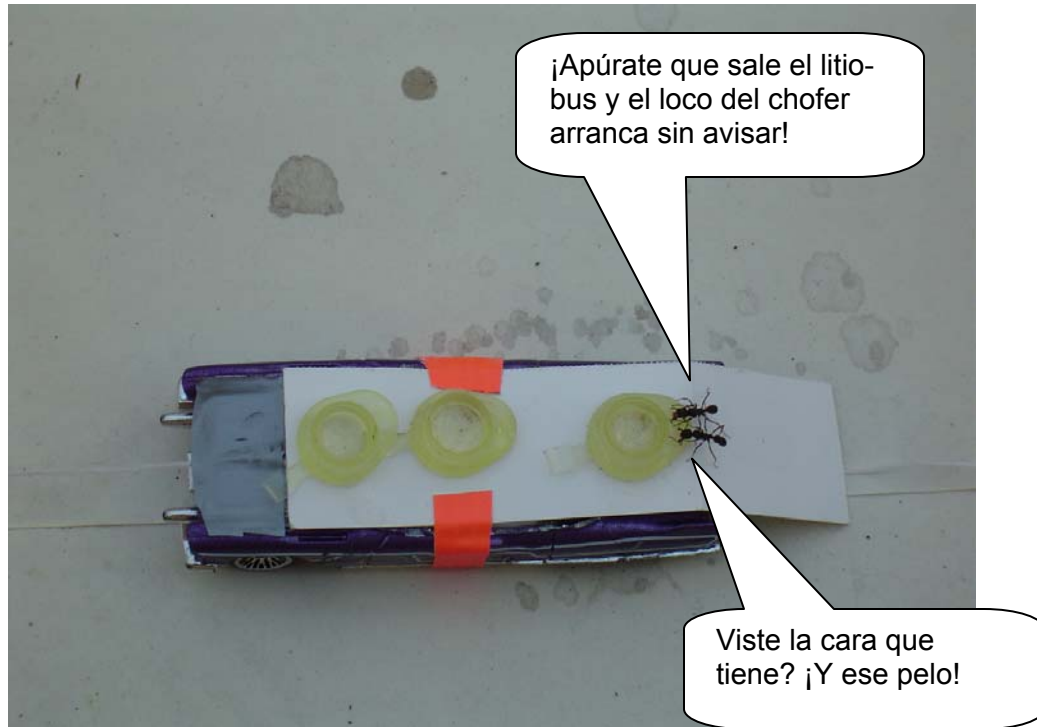
*Estoy en un problema crucial  
Al que no le veo fin  
No se a cual polinizar,  
Si a la yuca Thrum o a la bella Pin.  
Una es alta e imponente,  
Otra picarona y bajita  
Que conflicto tan demente,  
Por ambas mi corazón palpita.  
Estaba en tremendo lío  
Por caer en tentación  
Estaba solo y perdido  
Cuando vi la solución,  
¡Mejor les propongo un trío!*

*Mariana Durango: si yo fuese usted,  
estaría conmigo.*

*Romí, esa carita de sueño me tiene  
desvelado*

*Emiliana:  
Cada vez que dices musjgo  
Y me miras con lascivia,  
Mi deseo ya no juzgo  
Nada por dentro me alivia  
por mas que en mi memoria busco  
Nunca vi a nadie así en Bolivia*

## UN MUNDO DE HORMIGAS



# LA TRISTE HISTORIA DEL INTERNO 54; O COMO LOS FRACASOS, LAS HORMIGAS Y LA FALTA DE LITIO LE TOSTARON EL CEREBRO A OSCAR



Antes del curso, casi normal



En Cuerici, tocado por sus fracasos futbolísticos



En La Selva, ya devorado por las hormigas



Nuevamente, fracasos deportivos.

¡No sabe lo que hicieron las hormigas hoy!



Como extraño mi anterior trabajo de barman....



La mezcla me arruinó...



Las hormigas ya lo hicieron suyo. Compare con su apariencia en Parrita. Ultima foto conocida.

# ¡YIIIIIIICOS !!!



Yiiiiiiicas!!!!





¿A que hora es el almuerzo? ¿Y la siesta? ¿Y la cena?



La vida que nos merecemos. Trabajo duro en el Palmar.





Araña atrapada en su propia tela



¡Que lindo que es Managua!



Fervorosas admiradoras de.....



¡ Órale y su Karaoke mágico!



¿Galletas de chocolate?...!Mantequilla!



Chapis !!!!!!!



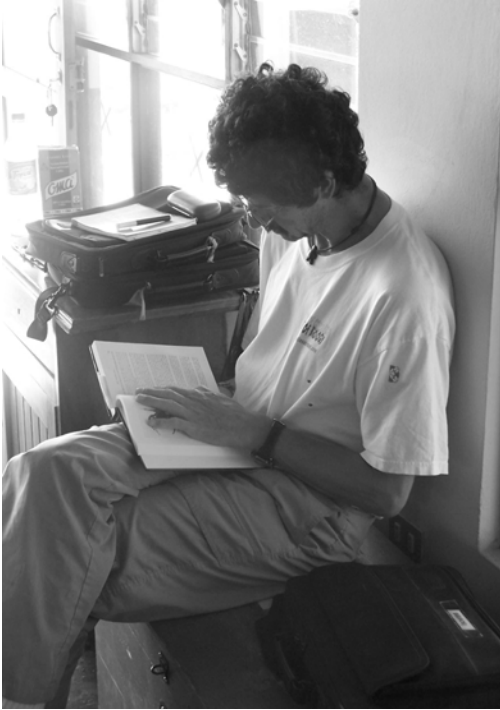
¡A GUEVO! ...O mejor dicho...!al guevo!



¡Quiero mi litio! ¡Quiero mi litio!!!



Con ideas sólidas como rocas



Me gustaría que alguien me cocine...



Dr. Corazón al acecho



¡Pinche gey entrega tus malditos informes !!!!



Margarita y sus hijos (creciendo)



Pelos (e ideas) al viento



Antiguo (por no decir anacrónico) profesor invitado caído en desgracia



Más yiiiiicos imposible

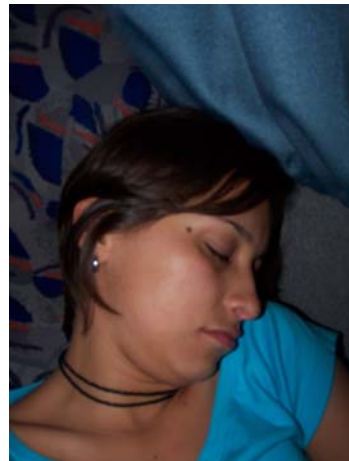
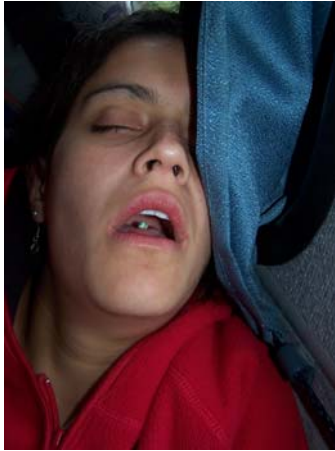


Premio al mejor informe



El camino más corto (y mojado)

# Q.E.P.D.



# Q.E.P.D.





## ÍNDICE POR PALABRA CLAVE

Abejas: 81  
*Acacia colinsii*: 198, 219, 223, 230  
Agallas: 148, 150, 242  
Agregación: 150  
Agregación de plantas: 84  
Aguacatillo: 75  
Aislamiento: 90  
Aislamiento reproductivo precigótico: 247  
Alometría: 160  
*Amblycerus cistelinus*: 202  
*Ameiva undulada*: 267  
Anteras poricidas: 81  
Aposemático: 237  
Aprendizaje: 26, 173  
Arañas: 23  
Arañas diurnas: 239  
Árbol de problemas: 297  
Área foliar: 65, 67  
*Arecaceae*: 191  
Arquitectura: 256  
*Atta cephalotes*: 103, 128, 133, 160  
Aves: 54  
*Azteca pittieri*: 137, 142  
*Azteca* sp.: 109, 146  
*Bauhinia glabra*: 256  
Bosque caducifolio: 256  
Bosque húmedo: 191  
Bosque perenne: 256  
Bosque seco: 282  
Brácteas: 38  
Briófitos: 13  
Cadillac modelo 57 morado: 214  
Calidad de vida: 287  
Camisa de fuerza: 214  
Camuflaje: 267  
Canto: 54  
Captura de presas: 233  
Caracteres florales: 250  
Castas: 219  
Categoría de edad: 187  
Cecidomyiidae: 148  
*Cecropia obtusifolia*: 109, 146  
*Cephaloleia belti*: 113, 120  
*Cephalotes* sp.: 142

Chalcididae: 242  
Chinches: 44  
Cleptoparasitismo: 40  
Cobertura de dosel: 13  
Coccidos: 142  
Colibríes: 173  
*Combretum farinosum*: 250  
Competencia: 137  
Comportamiento: 23, 61, 117, 282  
Comportamiento territorial: 230  
Concentración de azúcares: 84  
Conducta: 26  
Conservación: 293, 297  
*Cordia alliodora*: 137, 142  
Cornizuelos: 198  
*Costus pulverulentus*: 173  
*Crematogaster curvispinosa*: 142  
*Ctenosaura similis*: 205, 259, 262  
Cuidado parental: 272  
Defensa de recursos: 223  
Defensas químicas: 124, 237  
Depredación: 117, 176, 180, 202  
Depredadores: 58  
Desarrollo: 72  
Descubrimiento de recursos: 103  
Desplazamiento: 103  
Despliegues: 51  
Detección de alimento: 205  
Detector de ultrasonido: 207  
Dipluridae: 34  
Dispersión: 184  
Disponibilidad de agua: 244  
Distancia de huida: 262  
Distilia: 87  
Distribución: 23  
Distribución espacial: 187  
Domacios: 137  
Dugesidae: 94  
*Dysdercus bimaculatus*: 237  
*Eciton*: 160  
Ecolocalización: 276  
*Ectatomma ruidum*: 196, 211, 214  
Elevación: 67  
Enfoque del Marco lógico: 297  
Enverdecimiento retardado: 77  
Epifilia: 128

Epifilismo: 75, 171  
Erotylidae: 90  
Escarabajos: 90  
Especialización: 113  
Especialización sexual: 87  
Especies exóticas: 184  
Especies invasoras: 184  
Establecimiento: 13  
Estacionalidad: 282  
Estímulo químico: 18  
Estrategias adaptativas: 171  
Estructura del hábitat: 54  
Estructura poblacional: 90  
Eurytomidae: 148  
Evolución al dioicismo: 87  
Extinción de especies: 293  
Factor limitante: 244  
Formas de vida: 123  
Forrajeo: 58, 160, 171, 191, 259, 268, 272, 276  
Fotoinhibición: 77  
*Fucsia paninculata*: 87  
Gammaridae: 94  
*Gasteracantha cancriformis*: 40  
Generalista: 120  
*Geonoma cuneata*: 154  
*Guazuma ulmifolia*: 202  
*Gyronomyia*: 168, 171  
*Hamelia patens*: 173  
Helechos: 44, 123  
Hepáticas foliosas epifilas: 171  
Herbivoría: 77, 113, 120, 123, 124, 128  
Herbívoros: 75, 239  
Heterogeneidad: 106  
Hifas: 133  
Hojarasca: 154, 267  
Hormigas: 106, 133, 154  
Humedad: 13  
Humedal: 268  
Imagen de búsqueda: 259  
Índice de desarrollo humano: 287  
Inductor: 150  
Inflorescencia: 250  
Integración de vías: 196, 214  
Interacción planta-hormiga: 223  
Interacciones agresivas: 51  
Inventarios de especie: 207

*Ischnothele* sp.: 34, 38  
*Jacana spinosa*: 272  
*Jaquinia nervosa*: 239  
Jinetes: 133  
*Labania* sp.: 150  
Larva: 166, 168  
Larvas de anuro: 117  
León de hormiga: 233  
Libélula: 44  
Litio: 214  
LOCO-moción: 214  
Luz: 44, 65  
Macroinvertebros acuáticos: 94  
Malachiidae: 61  
Mamíferos: 282  
Marantaceae: 113  
Mimetismo batesiano: 237  
Monitoreo acústico: 276  
*Monochaetum Vulcano*: 81  
Morfología: 61, 72  
Morfología floral mariposas: 247  
Mucílago: 166  
*Musa velutina*: 184  
Mutualismo: 109, 146, 223  
*Myrmeleon* sp.: 223, 237  
*Nasutitermes*: 18, 26  
Néctar: 244, 250  
Nemátodos: 109  
Nidos de cartón: 157  
Ninfas: 44  
Odonata: 180  
Organización de colonia: 219  
Orientación: 211  
Palma africana: 44  
Páramo: 65, 67, 72  
Parasitoides: 150  
*Paratrechina caeciliae*: 157  
Patrones de actividad: 276  
*Pernettya* sp.: 67  
*Pezopetes capitales*: 58  
Pheidole: 154  
*Philoponella* sp.: 23  
*Piper arieianun*: 124  
*Pithecellobium lanceolatum*: 242  
Plasticidad fenotípica: 117, 176  
*Platalea cjava*: 268

Poblaciones locales: 293  
Polinizadores: 239  
Presas: 40  
Protección contra lluvia: 157  
Pseudocóccidos: 142  
*Pseudomyrmex spinicola*: 198, 219, 223, 227, 230  
Pubescencia: 65  
Puentes naturales: 103  
Radiación solar: 67  
Raíz: 166  
Rastros: 191  
Reclutamiento: 30  
Red de niebla: 207  
Refugio térmico: 44  
Renacuajos: 176  
Respuesta ante depredación: 227  
Respuesta funcional: 180  
Riesgo de depredación: 262  
*Ruellia* sp.: 244, 247  
*S. lectura*: 276  
*Saccolaryx bilineata*: 276  
*Selasphorus flammula*: 51  
Selección de hábitat: 34, 38  
Selección de perchas: 51  
Selección sexual: 61  
*Senecio*: 72  
Señal de alarma: 30  
Señales químicas: 211  
Señales visuales: 196, 211  
Soros: 44  
Sucesión: 106  
Tamaño de depredadores: 180  
*Tayassu tajacu*: 191  
Telaraña: 23, 34, 38  
Temperatura: 44, 65  
Termitas: 26, 30  
Territorialidad: 51  
Thamnophilidae: 98  
Tipulidae: 168  
Trogloditidae: 98  
Ubicación espacial: 205, 214  
Utilización de recursos: 160  
*Vaccinium* sp: 77  
Velocidad de corriente: 94  
Visitantes florales: 239  
Vocalización de aves: 98

Volumen de néctar: 84  
*Welfia Georgia*: 187  
Zingiberales: 120  
*Zygia*: 148

Hasta la próxima,  
yiiiicos!!



Este libro se termino de editar el 1 de marzo de 2005.  
Alejandro G. Farji-Brener & Gilbert Barrantes